ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва ★ 1937

Напечатано по распоряжению Академии Наук СССР
Непременный секретарь академик Н. Горбунов

Ответственный редактор — академик-секретарь А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия—Президиум биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер,
акад. Г. А. Надсон

Редактор серии Н. И. Малаховский

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. В. ЮЗЕПЧУК

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *SOLANUM* ИЗ ГРУППЫ *TUBERARIUM* DUN.

(*Представлено академиком* Н. И. Вавиловым)

Всесоюзный институт растениеводства впервые в истории изучения картофеля собрал в живом виде посредством своих экспедиций и через южно-американских корреспондентов огромную коллекцию диких и культурных видов картофеля.

Значительная часть их, именно 21 дикий вид, описана впервые в настоящей работе. Здесь же устанавливается роль отдельных видов в происхождении культурного картофеля.

Секция (или подрод) *Tuberarium* Dun. рода *Solanum* L. представляет для систематика двойной интерес. А. де-Кандоль (A. De Candolle) в свое время сравнивал ее, по таксономическому значению входящих в ее состав видовых единиц, с такими родами, как *Rosa* L. и *Rubus* L. ([3]); и надо сказать, что классические работы Биттера (Bitter) ([2]), а в новейшее время также и работы советских ботаников позволяют считать подобное сравнение гораздо более глубоким, чем это могло казаться самому де-Кандолю. Громадное, до сих пор, конечно, далеко не исчерпанное количество видов, образующих названную группу, трудность их распознавания и разграничения при некоторой тонкости их отличительных признаков, а кроме того и легкость, с какой скрещиваются между собой различные виды данной группы, образующие, к слову сказать, полный «полиплоидный ряд» (с числом хромосом $2n = 24$, 36, 48, 60 и 72) и, очевидно, находящиеся или, по крайней мере, недавно находившиеся в периоде усиленного развития видообразовательных процессов,— все это ставит ее до известной степени в один ряд с названными де-Кандолем родами, относящимися, как известно, к числу наиболее трудных, а потому и наиболее привлекательных для систематика родов европейской флоры.

Еще важнее, однако, то обстоятельство, что в состав данной группы входит одно из ценнейших и популярнейших наших культурных растений — картофель; с состоянием наших знаний об ее систематике поэтому тесно связано разрешение вопроса о происхо-

ждении картофеля, столь важного в интересах полного овладения картофелем как объектом селекции. Справедливость высказанного положения особенно подчеркивается тем обстоятельством, что ряд авторов, писавших по вопросу о происхождении картофеля, вынуждены были в той или иной мере заниматься и разработкою систематики данной группы [например, De Candolle (4), Wittmack (6, 7), Berthault (1)]; и если вопрос о происхождении картофеля до сих пор еще не разрешен окончательно, то одну из главнейших причин этого нельзя не видеть в недостаточной изученности дикорастущих представителей секции *Tuberarium*. Литература по систематике этой группы, в противоположность упомянутым выше родам *Rosa* и *Rubus*, все еще сравнительно невелика, и видовой состав секции *Tuberarium* далеко еще не вполне выяснен. Объясняется это прежде всего недостаточностью материалов по данной группе и трудностью их получения в связи с удаленностью и малой доступностью тех мест, где виды этой группы растут (страны Центральной и Южной Америки). В европейских гербариях образцы видов *Tuberarium* обычно бывают крайне немногочисленны; коллекторы сравнительно редко собирают эти растения, цветущие обычно в течение сравнительно короткого времени и часто являющиеся настоящими эфемерами; к последнему обстоятельству присоединяется еще и то, что они зачастую игнорируются коллекторами, которые принимают их за одичавшие культурные картофели. В этом сознавался мне даже такой опытный флорист, как А. Вебербауэр (A. Weberbauer), собравший в течение своих многолетних работ в Перу лишь сравнительно небольшое число видов этой группы. С другой стороны, изучение систематики секции *Tuberarium* тормозит характер отличительных признаков ее видов, требующих для отчетливого представления о них почти обязательного изучения их в живом состоянии.

Заинтересовавшись во время экспедиции 1927—1928 гг. в Южную Америку, в частности в Перу, Боливию и Чили, вопросом о происхождении картофеля, я не мог, в связи со всем сказанным, не обратить особого внимания на сбор как гербарного материала по дикорастущим представителям секции, так и семян и клубней этих растений. Нельзя сказать, чтобы мне при этом удалось собрать слишком обширные материалы: маршрутный характер экспедиции, непродолжительность времени цветения и трудность разыскивания клубней диких картофелей, как правило, нацело отмирающих после плодоношения, не позволили мне в полной мере охватить своими сборами всю флору *Tuberarium*'ов посещенных мною районов. Тем не менее было положено начало коллекции живых особей *Tuberarium*, в настоящее время едва ли не самой обширной из всех где-либо и когда-либо существовавших. Коллекция эта сейчас находится в Экспериментальной базе ВИР'а близ г. Слуцка (Ленинградской

обл.), в ведении С. М. Букасова. Благодаря его энергии она из года в год пополняется все новыми и новыми образцами, присылаемыми в порядке обмена как рядом других южно-американских коллекторов, так и различными западно-европейскими и северо-американскими исследователями, работающими над проблемой картофеля.

Изучая эту коллекцию в течение ряда лет, я пришел к заключению, что значительная часть представленных в ней форм относится к неизвестным в науке видам и должна быть описана. Первоначально я предполагал поместить описание этих видов в подготовленном мною к печати сочинении «Опыт систематики картофеля» как одну из его глав. Ввиду того, однако, что многие из намеченных мною к описанию видов сделались уже широко известными ряду лиц, работающих в области генетики и селекции картофеля, и названия их просочились в литературу в качестве «*nomina nuda*», я считаю невозможным откладывать далее опубликование латинских описаний этих видов, необходимое, согласно правилам международной ботанической номенклатуры, для узаконения предложенных названий.

Всего мною в настоящей статье описывается 21 вид. В это число не вошло несколько видов, установленных по образцам той же коллекции С. М. Букасовым и уже им опубликованных, а именно:

S. Antipoviczii Bukas. (in Supplem. 47-th to the Bullet. of Applied Botany of Genetics and Plant Breeding, 216, 1930). Вид этот близок к *S. longipedicellatum* Bitt. (если только не тождественен с ним).

S. ajuscoense Bukas. (l. c., 217). Относится к тому же сродству, что и предыдущий.

S. coyacanum Bukas. (l. c., 219). Вид из сродства *S. cardiophyllum* Lindl.

S. Millanii Bukas. et Lechn. (in Revista Argent. de Agronomia, т. 2, 180, 1935). Из сродства *S. chacoense* Bitt.

S. Henryi Bukas. et Lechn. (l. c., 182). Из сродства *S. Commersonii* Dun.

Кроме того, я пока оставил в стороне один-два новых вида из сродства *S. Commersonii* Dun., полученных лишь в самое последнее время и не вполне доработанных.

Первый из описываемых здесь видов, *Solanum Looseri* Juz., относится к числу сравнительно немногочисленных представителей секции, вовсе не образующих клубней и выделенных мною в особую группу *Etuberosa*. *S. Looseri*, названный так в честь моего друга Dr. G. Looser (в Santjago de Chile), открывшего этот вид, весьма близок к настоящему *S. etuberosum* Lindl., представляя, повидимому, одну из его рас. Кроме этого вида, культивировались еще два представителя той же группы: *S. brevidens* Phil. и *S. fernandezianum* Phil., семена которых были мною добыты в Чили. Как *S. Looseri*,

так и эти виды имеют число хромосом $2n = 24$. Факт полного отсутствия у них способности к клубнеобразованию можно считать доказанным.

Следующий вид, относящийся уже к группе *Tuberosa* и названный (в честь собравшего его акад. Н. И. Вавилова) *S. Vavilovii* Juz. et Buk., с числом хромосом $2n = 24$, является, несомненно, наиболее эффектным из всех многочисленных видов, свойственных Тихоокеанскому побережью Перу, среди которых он занимает совершенно изолированное положение. Из всех этих видов он может быть сравниваем разве только с *S. Wittmackii* Bitt., экземпляров которого я, к слову сказать, не видел, но от которого он, судя по описанию, хорошо отличается. Своеобразное опушение, состоящее из очень длинных и прямых простых волосков и обильных длинностебельчатых железок, характерный и весьма сильный запах, издаваемый зелеными частями растения в живом состоянии, резко отличают *S. Vavilovii* Bitt. от всех до сих пор известных южно-американских видов; названными признаками растение несколько напоминает мексиканский *S. polyadenium* Greenm.

Далее описываются четыре вида: *S. Bukasovii* Juz., *S. Abbottianum* Juz., *S. aracc-papa* Juz. и *S. catarthrum* Juz., свойственные Андам Перу и также характеризующиеся числом хромосом $2n = 24$. Это же число хромосом наблюдается и у ряда андинских культурных картофелей, в частности *S. ajanhuiri* Juz. et Buk., *S. goniocalyx* Juz. et Buk., *S. stenotomum* Juz. et Buk., *S. phureja* Juz. et Buk. и др., почему вся данная группа диких *Tuberarium* заслуживает особого внимания. Все четыре вида обладают розетковидно-скученными при основании стебля нижними стеблевыми листьями и слабо выраженными остроконечиями долей чашечки; по этим признакам с ними из перечисленных культурных видов может быть сравниваем лишь *S. ajanhuiri* Juz. et Buk. К тому, чтобы производить *S. ajanhuiri* непосредственно от какого-либо из видов этой группы, однако, нет оснований.

Следующие два вида: *S. Molinae* Juz. и *S. leptostigma* Juz., происходящие с острова Чилоэ в Южном Чили и обладающие числом хромосом $2n = 48$, я считаю наиболее интересными из всех теперь известных представителей секции в смысле значения их для разрешения проблемы происхождения картофеля. К сожалению, я посетил о. Чилоэ поздно осенью и лично не собирал дикорастущих картофелей этого острова в природной обстановке, но получил клубни обоих этих видов «из вторых рук», притом не в виде исходного материала, но репродуцированными в условиях культуры. В качестве первоначального места сбора для обоих видов мне был указан один и тот же пункт — индейская деревушка Cucao на западном берегу острова. По наводившимся мною справкам, дикий картофель, растет в Чилоэ на самом морском побережьи, т. е. в таких же условиях

какие указывались Дарвином для дикорастущего картофеля островов Чонос; кстати сказать, этот дикорастущий вид в систематическом отношении должным образом еще не разъяснен. Я уже высказывал в печати, в совместной с С. М. Букасовым работе, свой взгляд на чилийское происхождение нашего европейского картофеля, проще всего доказываемый тем фактом, что все культурные картофели как Андов Южной Америки, так и Мексики более или менее значительно разнятся от *S. tuberosum* L. в его узком понимании, культурные же картофели Чили к нему ботанически крайне близки. Писал я также и о том, что в районе о. Чилоэ залегает чилийский «центр сортового разнообразия» картофеля и что здесь-то именно и следует искать диких его родоначальников (8). Естественно видеть их в лице *S. Molinae* Juz. и *S. leptostigma* Juz. Из этих двух видов *S. Molinae* Juz. морфологически занимает как бы среднее положение между *S. tuberosum* L. и 36-хромосомным *S. maglia* Schlecht., имеющим более северный ареал; внешне он походит скорее на *S. maglia*, по строению же цветка, а в частности по форме пыльников,— на *S. tuberosum*. С другой стороны, *S. leptostigma*, являясь несомненным «дикарем», хабитуально почти неотличим от *S. tuberosum*, хорошо, однако, разнится от него деталями строения цветка, в особенности своеобразным столбиком и рыльцем. Возможно, что в результате скрещивания *S. Molinae* и *S. leptostigma* удастся получить растение, морфологически неотличимое от *S. tuberosum* L.

Описываемый вслед за этими обоими видами и также 48-хромосомный, но происходящий из Южного Перу, *S. Herrerae* Juz. представляется пока несколько загадочным растением, «спонтанность» которого должна быть подтверждена наблюдениями на месте. Если он действительно окажется дикорастущим видом, а не лишь ускользнувшим из культуры, то мы бы сильно приблизились к разрешению проблемы андинского 48-хромосомного и крайне полиморфного культурного картофеля, получившего название *S. andigenum* Juz. et Buk., к которому *S. Herrerae* Juz. весьма близок. В противном же случае последний пришлось бы принять за дериват *S. andigenum* подобно тому, как Биттер (Bitter) в свое время считал (на наш взгляд, впрочем, совершенно ошибочно) мексиканский *S. longipedicellatum* Bitt. дериватом *S. tuberosum* L.

После *S. Herrerae* описываются два перуанских же вида, собранные мною лишь в виде гербарных образцов,—*S. Urubambae* Juz. и *S. acroglossum* Juz.; ни семян, ни клубней их мне не посчастливилось найти, и в коллекции живых *Tuberarium*'ов ВИР'а оба они отсутствуют. Как тот, так и другой занимают, повидимому, довольно обособленное положение среди доселе известных *Tuberarium*'ов и к проблеме происхождения картофеля непосредственного отношения не имеют.

Следующие два вида, открытые Антиповичем в Мексике, являются один (*S. vallis-Mexici* Juz.) триплоидом (с числом хромосом $2n=36$), другой (*S. semidemissum* Juz.) пентаплоидом ($2n=60$) и, повидимому, должны быть рассматриваемы в качестве гибридогенных «клональных» видов, подобных *S. maglia* Schlecht. и *S. Commersonii* Dun., если только не представляют собою простых гибридов; для окончательного суждения об их таксономическом значении нужны, однако, наблюдения на месте над их распространением.

Далее идут два вида — один из Перу, другой из Аргентины, весьма близко родственные замечательному *S. acaule* Bitt., описанному из Боливии, и, повидимому, представляющие его географические расы. Будучи принципиальным противником тройной номенклатуры в применении к географическим расам, я даю обоим особые бинарные наименования: *S. punae* Juz. и *S. depexum* Juz. Установлением этих видов значительно обогащается группа *Acaulia* Juz., содержавшая в себе до сих пор лишь один вид. Отличаясь весьма значительной морозостойкостью, виды этой группы легко переносят температуру в $-8°$, почему представляют для селекционера совершенно исключительный интерес. Повидимому, они сыграли какую-то роль в создании некоторых культурных морозостойких картофелей Перу и Боливии, а именно: *S. Juzepczukii* Bukas. ($2n=36$) и *S. curtilobum* Juz. et Buk. ($2n=60$), являющихся, как это можно предполагать, гибридогенными формами. У обоих описываемых родичей *S. acaule* число хромосом $2n=48$.

Наконец, последними в работе описаны шесть аргентинских видов из группы *Pinnatisecta* Rydb., характеризующейся «звездчатой» формой венчика. Уже работы Bitter'a обнаружили, насколько богато представлена в Аргентине эта группа; думается, что дальнейшие сборы обогатят ее еще не одним новым видом. Все шесть описываемых видов имеют число хромосом $2n=24$; с проблемой происхождения картофеля они, очевидно, никак не связаны [делавшиеся некоторыми исследователями попытки доказать, что *S. tuberosum* L. возникает в культуре из *S. Commersonii* Dun., также относящегося к группе *Pinnatisecta*, основаны на явном недоразумении ([6])].

В уже цитированной статье, посвященной проблеме происхождения картофеля, я писал, что проблема эта должна сильно выиграть от расчленения *Solanum tuberosum* (в широком смысле) на отдельные слагающие элементы и попыток подойти к разрешению вопроса о происхождении каждого из них в отдельности. С другой стороны, я указывал, что при поисках «предков» культурного картофеля естественно устремлять свое главное внимание на формы, встречающиеся в диком состоянии в пределах районов, где сосредоточено наибольшее разнообразие ботанического и сортового состава культурного картофеля, т. е. в районе перуанско-боливийского

высокогорья, с одной стороны, и на о. Чилоэ — с другой ([8]). В цитируемой статье была, между прочим, сделана попытка разложить *S. tuberosum* на основные его компоненты. В публикуемой ныне статье, как было отмечено, описан, в числе прочих, ряд дикорастущих видов из названных районов, а также содержатся некоторые конкретные указания (предварительного характера) на возможную роль некоторых приведенных видов в создании того или иного из этих компонентов.

I. Etuberosa Juz.

Solanum Looseri Juz. n. sp.

Herbaceum, perenne, etuberosum, stolonibus ut videtur nullis. Caulis elatus, erectus, sat strictus, ca 5 mm (et ultra) crassus, viridis, pilis pluricellularibus breviusculis et brevibus tenuibus subcrispatis vel erectiusculis patentibus dense vestitus, lineis decurrentibus angustis percursus, alis autem subnullis. Folia 11—18 cm lg. inter se satis remota, interrupte imparipinnata, jugis lateralibus 5—6; petiolis 0.7—2 cm lg. cum rhachide supra canaliculatis pilis breviusculis horizontaliter patentibus densissime tectis; foliolis interjectis sat numerosis, 6—12 in numero, inaequilongis, inter paria duo suprema 2—4, ovatis, late ovatis vel fere rotundatis, apice mucronatis vel perobtusis subsessilibus; foliola terminali excepto subsessilia elliptica basi oblique rotundata, apice in acumen longum vel interdum longissimum, saepe paullo curvatum sensim exeuntia summo apice obtusiuscula, infima parva foliolis interjectis simillima, versus apicem increscentia, suprema 2.3—5.4 cm lg., 0.7—2.3 cm lt., in media parte latiora, terminale petiolulo 3—9 mm lg. rhomboideo-obovatum, basi angustatum, decurrens apice modo lateralium acuminatum 3—5.3 cm lg., 1.1—2.7 cm lt., paullo supra medium latissimum; omnia glaucescenti-viridia pilis brevibus supra dense subtus densissime vestita, saepe plicata, margine vix vel parum crispata; folia pseudostipulacea semper praesentia semicordata, lunulatim curvata, acuta. Inflorescentia multiflora (ca 30-flora); pedunculus generalis ca 3.5 cm lg. furcatus sicut rami inflorescentiae pilis sat densis breviusculis et brevibus horizontaliter patentibus vestitus, admixtis glandulis minimis breviter stipitatis, violascens. Pedicelli ad 1.2 cm lg. violascentes, paullo supra basin articulati, infra articulationem 1—4 mm lg., (solum infimi 4 mm lg., superiores plerumque ca 2 mm lg.) sicut pedunculus et rami inflorescentiae pilosi, supra articulationem 7—11 mm lg., glandulis minimis stipitatis sparsis vel densiusculis et pilis brevissimis horizontaliter patentibus vestiti. Calyx late campanulatus ca 5 mm lg., lobis brevissimis latis fere arcuatis basi ca 3 mm latis, apice in acumen breve 1—1.5 mm lg. lanceolatum acutiusculum subito exeuntibus, pilis

sparsis brevibus tectus. Corolla 2.4 cm diam. pallescenti violacea stella parva virescenti in medianis petalorum, lobis subtruncato-arcuatis, apice in acumen sat magnum triangulare acutum subito angustatis, margine densissime breviuscule pilosum. Filamenta ad 2 mm lg., basi 1.5 mm, ceterum 1 mm lata; antherae 6 mm lg. et ad 2 mm lt. basi cordatae, laete luteae. Stylus ca 7 mm lg., antheras vix vel non superans, usque ad $^1/_3$ longitudinis vel paullo superius papillis densis minutissimis tectus; stigma parvum, breve, styli apice vix crassius.— V. v. c. et sp.

Habitat in Chile centrali, prov. de Santjago, Penalolen 1 800 m. s. m. 10.I 1929 fl. leg. G. Looser sub No. 876. Ipse plantam superdescriptam 28. II 1928 nondum florentem in loco classico (in fruticeto ad ripam rivi) observavi, ubi mihi a clarissimo et amitissimo G. Looser indicata fuit; e seminibus ab eo eodem loco lectis haec planta prope Leninopolin fuit educata et anno 1934 florebat.

Affinitas: Planta *S. etuberoso* Lindl. valde affinis est et probabiliter tantum prolem ejus borealem sistit (verum *S. etuberosum* imprimis e Cord. Maule et Cord. de Linares notum est); differt ab eo foliolis paullo minus numerosis, longe acuminatis, foliis pseudostipulaceis semper praesentibus, pedicellis brevioribus inferius articulatis, eorum pubescentia (in parte supra articulationem), calycis loborum forma, corollae submajoris coloratione, antheris nonnihil majoribus, stylo fere non exserto, stigmate angustiore, Forsan cum *S. etuberoso* var. *chillanensi* Bitt. in Fedde Rep. XI (1912), p. 376 identicum est, a cujus descriptione fere non discrepat.

II. Tuberosa Rydb.

Solanum Vavilovii Juz. et Buk. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, graveolens. Caulis 25 cm alt., erectus, ab internodio ad irternodium paululum declinatus, pallide griseo-viridis sordide purpurescenti irroratus, glandulis stipitatis mediocribus vel breviusculis densissime vestitus, admixtis pilis albis acutis longissimis rectis horizontaliter patentibus, omnino exalatus. Folia caulina numerosa, imprimis in parte inferiore caulis dense secuta, horizontaliter patentia 5.5—17 cm lg., breve petiolata, petiolo 0.4—1.5 cm lg. semitereti supra bisulcato cum rhachide glandulis stipitatis atque pilis brevibus (longitudine glandularum) horizontaliter patentibus dense vestito, glandulis plerumque in pagina superiore, pilis in inferiore abundantibus, pilis longissimis solitariis sparsisve; interrupte imparipinnata 6—7-juga, foliolis interjectis permultis, 21—23 in numero, inter paria duo suprema 4—7, inter paria infima vulgo 2, in petiolulo folioli supremi plerumque 2, ovatis petiolulatis basi cordatis; foliola oblongo-ovata, longe acuminata, lateralia basi rotundata, terminale cordatum, margine plerumque paullo crispata, lateralia breve (ad 1 mm lg.)

petiolulata vel subsessilia, suprema 1.8—4 cm lg., 0.7—1.6 cm lt., terminale 2.5—4.5 cm lg., 1—2 cm lt., petiolulo 3—10 mm lg., omnia griseolo-viridia rugosa, superne tota facie pilis sparsis longis et glandulis parvis densiusculis tecta, subtus glandulis densis vel densissimis, in nervis praeterea pilis brevibus densis, pilis longissimis vero solitariis tecta. Inflorescentiae in superiore parte caulis dispositae, laterales et terminalis, sat multiflorae, 10—15-florae; pedunculus breviusculus, 1.5—2 cm lg., bifurcatus; pedicelli in statu florente 1.5—2.2 cm lg., supra medium articulati, supra articulationem 6—8 mm lg., tota longitudine pilis setuliformibus brevissimis horizontaliter patentibus et glandulis breviter stipitatis densis (supra articulationem densioribus) obtecti. Calyx ca 10.5 mm lg. campanulato-obconicus, tubo brevi ca 2.5 mm lg. sicut pedicelli pallide-viridis vel inferne sordide lilacino suffusus sicut pars pedicellorum supra articulationem vestitus, superne praeterea pilis longis stricte patentibus pluricellulatis peracutis sat numerosis praeditius; lobi ca 8 mm lg., e parte basali late ovata margine membranacea apice omnino truncata vel saepe subquadrata in acumen longissimum lineare ca 5 mm lg., 0.5 mm lt. acutiusculum recurvatum subito exeuntes extus sicut apex tubi calycis vestiti, sed pilis longis in acuminibus sparsis vel deficientibus, intus glabrescentes. Corolla pallide violacea ad basin petalorum obscurior (alabastra autem ex toto obscure-violacea), stella parva pallide virescenti in medianis petalorum; patens, subrotata, sat ampla, ca 3 cm diam., lobis ca 8 mm lg., basi ca 1.5 cm lt., e parte basali semirotunda in acumen sat magnum acutum sensim angustata, extus apice pilis longioribus dense vestitum, ceterum pilis brevissimis intermixtis glandulis breviter stipitatis adspersum, solum in nervo mediano petalorum densioribus. Filamenta breviuscula in parte libera ca 1.5 mm lg., 1 mm crassa glabra; antherae lineari-lanceolatae, sat obscure luteae intus pallidiores, ca 6—6.5 × 1.75 mm, basi latiore profunde emarginatae (fere subappendiculatae), apice emarginatae poris introrsis subapicalibus. Ovarium apice angustatum ovoideum glabrum. Stylus ca 10 mm lg. in triente inferiore paullo supra basin glabram crebre minutissime papillosus et insuper setulis solitariis praeditus; stigma obovatum, ca 1 mm lg. et 0.5 mm lt., stylo parum crassius.—V. v. c.

Habitat in Peruvia Centrali, prope pagum Chorillos, in collibus quae dicuntur «lomas», ubi 28. X 1932 a cl. N. I. Vavilov et A. Weberbauer tubera lecta sunt, e quibus in Ingria (prope Leninopolin) haec planta educatur et propagatur.

Affinitas: Species jam pubescentia valde singulari et odore totae plantae *Lycopersicum* admonente distinctissima.

Solanum Bukasovii Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis brevis plerumque ca 20 cm altus, fere strictus v. paullo flexuosus, sordide purpurascens, ramosus,

lineis decurrentibus satis manifestis, pilis crebris albis longis subappressis obsitus; internodia abbreviata, 3 mm—2.5 cm lg. Folia (inferiora ad basin plantae rosulantia) parva, 6—12 cm lg., 3—4 juga, foliolis interjectis paucis (1—2 inter paria duo suprema) v. nullis; petiolus 1—3 cm lg.; foliola elliptica, lateralia basi oblique subcordata, terminale subattenuatum, apice omnia attenuata acutiuscula utrinque densiuscule (subtus praesertim in venis venulisque) tenuiter pilosa, paris infimi foliola minuscula, sessilia, superiora sensim majora, paris supremi 1.5—3 × 0.9—1.7 cm, petiolulis 1—3 mm lg., foliolum terminale 2.2—3.5 cm × 1.4—1.9 cm, petiolulo 0.7—1.2 cm lg. Inflorescentia sat multiflora, floribus 5—15; pedunculus erectus, robustus, elongatus, partem caulis supremam manifeste superans, (3—)5—12 cm lg., teres bifurcatus sicut caulis purpurascens et pubescens; pedicelli gracilescentes 1.5—3 cm lg., in parte superiore articulati, supra articulationem ca 4 mm lg., pilis sat densis tenuibus pluricellularibus albis acutis vestiti. Calyx campanulatus, 8—10 mm lg., basi attenuatus, in pedicellum paulatim transiens, ejus lobi 5—6 mm lg. e basi late semielliptico, margine membranaceo, in acumen angustum acutiusculum subito exeuntes, sicut pedicelli pubescentes, pilis pluricellularibus glandulis parcissimis breviter stipulatis admixtis. Corolla pallide-violacea, stella virescenti-lutescenti violaceo suffusa in medianis loborum, fere rotata, ampla, speciosa, 2.8—3.5 cm diam., ejus lobis sat altis (ad 1 cm lg.), arcuatis, in acumen triangulare acutum extus sicut pars mediana petalorum minute puberulum subito exeuntibus. Filamenta ca 2.5 mm lg., 1 mm crassa, glabra, antherae lanceolatae ca 6 × 2 mm, basi latiore manifeste cordatae, poris introrsis subapicalibus. Ovarium breve ovoideum, glabrum; stylus ca 1 cm lg. valde exsertus, paullo supra basin glabram usque ad supra medium papillis brevibus crebris instructus, ceterum glaber; stigma styli apice paulatim dilatato parum crassius ca 1 mm lg. et crassum subglobosum, basi profunde emarginatum (cordatum), apice obtusum. — V. v. c. et sp.

Habitat in Peruvia, dept. Junin, Yana-macctachay prope opp. Cerro de Pasco, ad ripam rivi, inter saxas saepium ad marginem agri; ad pedem rupium 7. III 1927 fl. fr. leg. S. Juzepczuk (Iter latino-americanum, No. 7605, 7611); e seminibus eodem loco eodemque tempore lectis prope Leninopolin cultum.

Affinitas: A *S. brevicauli* Bitt. differt pubescentia totae plantae e pilis tenerioribus constante, alis in parte caulis superiore subnullis, pedicellis brevioribus alte supra medium articulatis, corolla ampliore et pallidiore, filamentis longioribus, styli papillis altius ascendentibus, stygmate haud bilobo etc.

Clarissimo et amicissimo Dr. Sergio Bukasov speciem hanc pulcherrimam dedicavi.

S. Abbottianum Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis breviusculus ab internodio ad internodium paullo declinatus, inferne obscure purpureus superne pallide viridis, maculis obscure purpureis notatus, parum ramosus vel subsimplex, lineis decurrentibus manifestis anguste alatus, pilis crebris albis longis patentibus vel erecto-patentibus inferne sat densis, superne sparsis obsitus; internodia abbreviata, 0.4—3.2 cm lg. Folia (inferiora ad basin plantae rosulantia) parva vel mediocria, 7.5—18 cm lg., 4—6-juga petiolo 1.5—3.5 cm lg. cum rhachide viridi supra lineis tribus obscure purpureis notato, subtus interdum modice maculato, foliolis interjectis paucis vel nullis, 0—7, inter paria duo suprema 0—3, rotundato-lateovatis, apice obtusis, basi leviter cordatis, in petiolulis nullis; foliola late ovata vel late elliptica, lateralia basi oblique cordata, terminale cordatum vel rotundatum, apice in foliis infimis omnia plerumque obtusa vel obtusiuscula, ceterum acutata vel breve acuminata, pilis mediocribus crassiusculis erecto-patentibus supra sparse, subtus praesertim in venis venulisque densiuscule pilosa, paris infimi foliola parva foliolis interjectis similia, superiora sensim accrescentia, paris supremi 1.4—4 cm lg., 0.8—2.5 cm lat., in media parte latiora, petiolulo 1—5 mm lg., foliolum terminale 2—4.2 cm lg., 1.3—3.2 cm lat. Pedunculus lateralis gracilis, breviusculus, partem caulis supremam interdum attingens, saepius autem non superans 1.5—4.5 cm lg., teres, furcatus vel bifurcatus, pallide viridis, obscure purpureo-maculatus, pilis sparsis erecto-patentibus incurvatis tectus, admixtis glandulis parvis breve stipitatis. Inflorescentia pauciflora, floribus 3—9. Pedicelli 1.4—2.8 cm lg., in parte superiore articulati, supra articulationem ca 6 mm, pilis breviusculis tenuibus erecto-patentibus incurvatis densioribus admixtis glandulis stipitatis vestiti. Calyx campanulatus, 6 cm lg., basi attenuatus, in pedicellum paulatim transiens, sicut pedicelli sed sparsius pilosus; ejus lobi 3 mm lg., tubo calycis aequantes, semielliptici, margine late membranacei, apice in acumen mucroniforme 0.75 mm lg., saepe sicut pars mediana loborum sordide purpurascens subito contracti. Corolla pallide coeruleo-violacea, stella subflavescenti in medianis petalorum, subrotata, sat ampla, 2.8—3.5 cm diam., patens, ejus lobi ca 9 mm lg., 1.5 cm lt. longitudine medium radii aequantes, e basi arcuata — semirotundata in acumen triangulare acutum apice et extus sicut pars mediana petalorum puberulum subito exeuntes. Filamenta in parte libera 2—2.5 mm lg., 1 mm crassa, glabra; antherae lanceolatae ca 6 mm lg., basi latiore ca 1.5 mm lt., sicut apice emarginatae extus vitellinae intus fere sulphureae, poris introrsis subapicalibus. Ovarium ovoideum; stylus ca 12 mm lg., valde exsertus, tenuis, paullo supra basin glabram papillis brevissimis, microscopice solum conspicuis, ad $^1/_3$ inferiorem styli ascendentibus tectus; stigma stylo

vix crassius ovatum, non ultra 0.5 mm lg. et lt., apice subtruncatum.— V. v. c.

Habitat in Peruvia, prope opp. Jauja, ubi a cl. Abbott fuit lecta, anno 1935 a cl. D. Reddick semina hujus plantae accepimus e quibus eam prope Leninopolin educavimus.

Affinitas: Valde affinis *S. Bukasovii* Juz., sed cum eo imprimis foliolis numerosioribus, eorum forma, inflorescentia minus multiflora, pedicellis paullo inferius articulatis, calycis lobis brevissime acuminatis, antheris angustioribus non quadrat.

Solanum aracc-papa Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, 15—30 cm altum. Caulis flexuosus brunnescenti-purpurascens v. superne viridis lineis decurrentibus manifestis, pilis sparsis albis breviusculis, incurvatis, subappressis obsitus, superne vel saepe jam a basi ramosus; internodia abbreviata plerumque 1—4 cm lg. Folia dense secuta, ad basin plantae±distincte rosulatim conferta, haud longa, 7—13 (raro ad 18) cm lg., interrupte imparipinnata rhachide parce piloso, 2—4 rarissime 5-juga, foliolis interjectis sat numerosis, inter paria duo suprema 2—6 parvis rotundatis v. saepe subcordatis obtusis; petiolis brevibus, plerumque non ultra 1.5 (raro 2) cm lg.; foliola obovata vel elliptica, plerumque supra medium latiora, lateralia basi cordata, terminale saepius attenuatum, apice omnia subacuta v. saepius obtusata, utrinque parciuscule — subtus solum in venis venulisque — pilis sat brevibus obsita; paris infimi foliola parva brevissime petiolulata, superiora sensim majora, parium 3 supremorum foliola subaequalia 2.3×1—5.5×3 cm, distincte petiolulata petiolulis 1.5—3 mm lg. omnia latere basoscopo in alam rhachidis angustam decurrentia, terminale lateralibus supremis subaequans vel paululum majus (imprimis latius), 2.5×4—6×4.5 cm, 0.7—2 cm longe petiolulatum. Inflorescentia sat multiflora (10—15-flora); pedunculus gracilescens, tempore florendi 4—6 cm lg., partem caulis supremam superans, bifurcatus inconspue sulcatus, viridis, sordide purpureo suffusus sicut caulis sed paullo densius pubescens. Pedicelli graciles, 1.5—2.7 cm lg., paullo supra medium articulati, supra articulationem 0.5—1 cm lg. pilis densiusculis pluricellularibus albis acutis sat brevibus cum setulis brevissimis necnon glandulis minimis breviter stipitatis intermixtis vestiti. Calyx late campanulatus, 7—8 mm lg., sicut pedicelli pubescens, ejus lobi tubo subaequantes 3—4 mm lg. e basi semielliptica v. semiovata margine membranacea in acumen angustum lobi saepius dimidio aequantem exeuntes, parcius pilosi. Corolla violacea stella virescenti, subrotata mediocris ca 2.5 cm diam., lobis altis ad 8 mm lg., e basi semirotundata in acumen amplum triangulare acutum extus cum parte mediano petalorum pilis minutis v. minusculis vestitum sensim exeuntibus. Filamenta ca 1.5 mm lg., 1 mm

crassa, glabra; antherae lanceolatae, sat obscure luteae, ca 6 × 1.5 — 2 mm, basi latiore leviter cordatae, poris introrsis subapicalibus. Ovarium subglobosum glabrum; stylus ca 1 cm lg., longe exsertus paullo supra basin glabram papillis crebris brevissimis instructus non ultra $^1/_3$ inferiorem styli ascendentibus, ceterum glaber; stigma styli apice paullo crassius ca 0.75 mm lg. et crassum, breve ovoideum, basi profunde cordatum, apice obtusiusculum. — V. v. c.

Habitat in Peruvia, dept. Cuzco, Cerro Huilcacalle prope pag. San Sebastian, haud procul opp. Cuzco (planta ruderalis!); e tuberibus a me l. VIII 1927 sub No. 1455 lectis prope Leninopolin educatum et propagatum.

Nomen vernaculum: aracc-papa.

Affinitas: A *S. Bukasovii* Juz. bene distinguitur caule altiore sicut folia parcius piloso, internodiis magis elongatis, foliis ad basin caulis minus distincte rosulantibus longioribus, foliolis submajoribus, interjectis numerosioribus, pedunculo breviore et graciliore, pedicellis articulatione inferius disposito, floribus minoribus, corolla obscurius violascenti, ejus loborum forma, filamentis subbrevioribus, stigmatis forma et dimensionibus etc.

Solanum catarthrum Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis 25—45 cm alt., crassus et robustus, bas decumbens, flexuosus, pallide viridis, alis decurrentibus crispatis percursus, pilis albis brevibus incurvatis parcissime obsitus vel glabrescens, plerumque a basi ramosissimus; internodia abbreviata, 1—4 cm. Folia dense secuta, ad basin plantae subrosulatim congesta, 6—15 cm lg., interrupte imparipinnata, petiolis brevibus 1—1.5 cm lg. superne cum rhachide sparse breviter pilosis, ceterum glabrescentibus, 2—3-juga, foliolis interjectis 0—10 in numero, inter paria duo suprema 0—2, late ovatis vel cordato-ovatis obtusis, interdum etiam in petiolulis foliolorum supremorum et terminalis foliola interjecta 2 adsunt; foliola obovata vel breve elliptica, in media parte vel paullo supra medium latiora, terminale late ovatum, omnia basi suboblique cordata, apice breve acuminata vel obtusiuscula, subglaucescenti-viridia rugosa, utrinque pilis brevibus disperse pilosa; paris infimi foliola parva brevissime petiolulata, superiora sensim majora, paris supremi 2.5—5.8 cm lg., 1.5—3.5 cm lt., petiolulis 1.5—7 mm lg., omnia latere basoscopo in alam rhachidis angustam decurrentia, terminale lateralibus supremis subaequans vel plerumque majus 2.5—7.5 cm lg., 1.6—5 cm lat., 0.7—2 cm longe petiolulatum. Inflorescentia pauci- vel plerumque sat multiflora, 3—12-flora; pedunculus modice crassus, tempore florendi 5.5—7.5 cm lg., partem caulis supremam superans bifurcatus, vix sulcatus, virescens pallide-purpurascenti suffusus, pilis breviusculis subcrispatis disperse pilosus; pedicelli 1.4—2.2 cm lg., infra medium articulati; infra articulationem crassi, supra articulationem

8—12 cm lg. graciles, pilis pluricellularibus albis acutis breviusculis incurvatis subappressisque et glandulis minimis breviter stipitatis sparse vestiti. Calyx late campanulatus, 5—6 mm lg., pallide vel basi sat obscure viridis, sicut pedicelli sed paullo densius pubescens, lobis tubo subaequantibus 2.5—3 mm lg. e basi semirotundata margine membranacea in acumen breviter lanceolatum subito contractis, parce pilosis. Corolla pallide-violacea stella virescenti in medianis petalorum, subrotata 2.6—2.8 cm diam., lobis altis, 7—9 mm lg., e basi semirotundata in acumen mediocre utrinque extus vero cum parte mediana petalorum pilis breviusculis dense vestitum sensim exeuntibus. Filamenta ca 2 mm lg., 0.75 mm crassa, glabra; antherae lanceolatae, obscure luteae (fere croceae), intus pallidiores, 5—5.5 × 2 mm, basi latiore profunde, apice mediocriter emarginatae, poris introrsis subapicalibus. Ovarium late ovoideum glabrum; stylus ca 1 cm lg., exsertus, curvatus, paullo supra basin glabram papillis crebris brevissimis instructus paullo infra $^1/_2$ inferiorem styli ascendentibus, ceterum glaber; stigma styli apice fere non crassius ca 0.75 mm lg. et 0.50 mm lt. — V. v. c.

Habitat in Peruvia, pag. Lucre prope opp. Cuzco, 18. XI 1932 leg. M. Kaufmann; e tuberibus ab eo missis prope Leninopolin educatur.

Affinitas: A *S. aracc-papa* superdescripto imprimis foliolis numerosioribus, pedicellis infra medium articulatis, calyce minore, corolla pallide violacea distinctum.

Solanum Molinae Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, tuberibus magnis oblongis. Caulis 30—40 cm alt., erectus, strictus vel paullo flexuosus, crassus, ad 1.5 cm diam., tota fere longitudine violaceo-reticulatus, pilis pluricellularibus longis acutis curvatis sat dense tectus, alis decurrentibus valde evolutis viridibus, superne crispatis, ceterum planis. Folia sat longa, 12—25 cm lg., infima subrosulatim conferta, caetera sat approximata, jugis lateralibus in foliis infimis et inferioribus nullis vel 1, in superioribus 2—4, inter se remotis, foliolis interjectis 2 vel nullis, petiolo 2—7 cm lg., plerumque violaceo suffuso, cum rhachide anguste alato, sicut caulis piloso, foliola terminali foliorum infimorum et mediorum late ovato vel suborbiculari excepto ovata, basi leviter (lateralia oblique) subcordata vel truncata, apice acutata vel foliorum supremorum acuminata, lateralia breviter sed distincte petiolulata, petiolulo alato, infima parva versus apicem folii increscentia, foliola paris supremi (2—) 4—6 (—8) cm lg. et 1.5—3.5 (—4.5) cm lt., terminale petiolulo 1—2.5 cm lg., lateralibus manifeste majus 5.5—10 cm lg. et 3.5—8 cm lt., omnia supra gramineo viridia pilis pluricellularibus acutis sat longis curvatis densiusculis tecta, subtus pallescentia tota facie vel ad nervos et nervulos pilis breviusculis densis tecta; folia pseudostipulacea in axillis foliorum oblique semilunaria haud magna. Pedunculus communis 4.5—6 cm lg., subteres, pilis curvatis

haud longis partim brevibus dense tectus, furcatus bifurcatusve. Inflorescentia ca 12-flora (ad 15-flora); pedicelli in statu florente 1.5—2 cm lg., in medio vel paullo supra medium articulati, supra articulationem 6—10 mm lg., apicem versus sensim incrassati et in calycis basin transeuntes, tota longitudine modo pedunculi pilosa. Calyx campanulatus, ±8 mm lg., lobis ca 4 mm lg. et 2 mm lt. lanceolatis, longe acuminatis; corolla albida violaceo suffusa, stella centrali pallide flavescenti, ampla, 3.4—3.9 cm diam., subrotata, tubo elongato, lobis deltoideis ca 1 cm lg. et lt. membranis intrapetiolariis longe conjunctis, extus dense et minute puberulis. Filamenta sat longa, 3—4 mm lg., basi paululum ultra 1 mm crassa, apicem versus nonnihil attenuata; antherae a stylo distantes laxe dispositae, fere lineares, paullo incurvatae, ca 7 mm lg. et 1.75 mm lt., apice paullo angustiores, basi anguste subcordatae fere vitellinae; stylus antheras parum excedens, ca 12 mm lg., non ultra 1 mm crassus, paullo supra basin glabram usque ad paullo infra medium papillis densissimis minutis instructus; stigma stylo paullo crassius ca 1 mm lg. et lt., viride.— V. v. c.

Habitat in Chile australis, insula Chiloé; e tuberibus a cl. Robert Christie prope Cucao lectis planta in hortulo in opp. Castro enata fuit et postea per multos annos subspontanea propagabatur; ipse IV 1928 hanc plantam loco indicato observavi; e tuberibus a me decerptis prope Leninopolin educatur.

Affinitas: Planta quoad habitum necnon foliorum indole *S. maglia* Schlecht. valde revocans, sed floribus pallidissime violascentibus, filamentis longis, antherarum longiorum basi subcordatarum forma, stigmate integro optime distincta. Magis accedit ad *S. Fonckii* Phil. ined. (=*S. maglia* var. *Guaytecarum* Bitter), differt autem (cum descriptione Bitteriana comparata) foliolis basi saepius haud cordatis interjectis perpaucis, inflorescentia multiflora, corolla ampliore, filamentis sicut stylo longioribus.

Solanum leptostigma Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, tuberibus plerumque oblongis. Caulis ca 50—60 cm alt., erectus, sat strictus, modice crassus (non ultra 8 mm diam.), viridis, pilis pluricellularibus brevibus vel breviusculis acutis curvatis parce pilosus, alis decurrentibus angustis crispatis. Folia patentia vel superiora erecto-patentia, mediocria, 10—15 cm lg., media et superiora 3—4-juga foliolis interjectis inter paria duo suprema (0—) 2—4 (—6), omnibus ad 16; petiolus 2—3 cm lg. viridis, sicut rhachis supra applanatus, bisulcatus, rhachide fere exalata, quam caulis densius pilosa; foliola ovata, basi oblique cordata vel subcordata, apice acutata vel sensim et leviter acuminata, lateralia petiolulata, petiolulis ad 5 mm lg., 2—4 cm lg., 1.4—2.2 cm lt., terminale petiolulo 5—8 mm lg.

lateralibus nonnihil majus 3—4.5 cm lg., 2—2.5 cm lt., omnia supra tota facie, subtus praesertim ad nervos pilis breviusculis densiuscule pilosa; folia pseudostipulacea in axillis foliorum oblonga lunulatim obliqua petiolulata. Pedunculus communis ca 8 cm lg. furcatus breviuscule et tenuiter subappresse pilosus. Inflorescentia sat multiflora. Pedicelli in statu florente 1.3—1.8 cm lg., fere in medio articulati, supra articulationem 6—9 mm lg., tota longitudine breviter subappresse pilosi. Calyx late campanulatus, ca 7 mm lg., breve et tenuiter pilosus, lobis e basi late ovata tenuiter acuminatis, ca 4 mm lg. et 2.5 mm lt. Corolla alba, stella centrali virescente, haud magna, ca 2 cm diam., subrotata, lobis late triangularibus acuminatis ca 0.8 cm lg. et 1 cm lt., subtus dense et minute puberulis. Filamenta brevia et crassa, ca 2 mm lg., 1.5 mm lt. Antherae breviusculae, ca 5 mm lg., basi 2 mm lt. manifeste subcordatae, apicem versus attenuatae, paullo incurvatae. Stylus exsertus, antheras longe superans, 10—13 mm lg., tenuis, 0.5—0.75 mm diam., paullo supra basin glabram fere usque paullo infra medium papillis minutissimis tectum, apicem versus virescens; stigma stylo haud vixve crassius, viride, oblongum, 1—1.25 mm lg., basi anguste et profunde cordatum.— V. v. c.

Habitat in Chile australi, insula Chiloé, Cucao, ubi cl. Junge tubera hujus plantae legit et in Piruquina eam propagavit: e tuberibus a me anno 1928 acceptis prope Leninopolin educatur.

Affinitas: Planta habitu maxime *S. tuberosum* L. (verum) revocat et eo, ut videtur, valde affinis est (me judice magis quam cetera «*Tuberaria*» spontanea adhuc nota); ab omnibus varietatibus *S. tuberosi* attamen styli et stigmatis indole diversissima. A *S. Molinae* antedescripto discedit habitu, pubescentia, foliorum et foliolorum forma, floribus minoribus, stylo longiore etc.

Solanum Herrerae Juz. n. sp.

Caulis 40—75 cm altus, 4—8 mm crassus, pallide viridis purpureo suffusus, suberectus vel serius basi decumbens, strictus vel plus minusve flexuosus, internodiis elongatis, glabrescens, solum in parte superiore pilis brevibus curvatis solitariis vel sparsis, imprimis ad alas dispositis praeditus, manifeste costatus et anguste alatus. Folia remota, initio erecto-patentia, dein horizontaliter patentia, (6—) 10—20 cm lg., 3—4-juga, petiolus 2—4.5 cm lg., pallide viridis, pilis breviusculis patentibus disperse pilosus; foliolis interjectis 8—24 in numero, inter paria duo suprema 4—8, in petiolulo folioli terminali fere semper praesentibus plerumque 2, interdum 4, in petiolulis foliorum jugorum duorum supremorum haud raro 2 sessilibus vel breviter petiolulatis, ovatis vel late ovatis, acutatis vel acuminatis; foliola elliptica vel paullo obovata, basi oblique rotundata vel subcordata, terminale interdum late ovatum, basi

profunde cordatum, apice omnia in acumen longissimum angustum paullo curvatum subito contracta, lateralia (superiora) 2.4—6 cm lg., 1—3 cm lat., in medio vel paullo supra medium latiora, 1—12 mm longe petiolulata, terminale 3—5.5 cm lg., 1.6—3.4 cm lt., in mèdio latissimum, 5—20 mm longe petiolulatum; omnia supra sat obscure subtus flavescenti-viridia, supra tota facie, subtus solum ad nervos pilis breviusculis patentibus curvatis adspersa; folia pseudostipulacea mediocria semilunaria acuta petiolulata. Inflorescentia sat multiflora (±14 flora); pedunculus communis normaliter sat longus et robustus, tempore florendi ca 9 cm lg., bifurcatus, teres, viridis violascenti purpureo irroratus, pilis brevibus pluricellularibus adspersus; pedicelli modice crassi, 1.5—1.8 cm lg., juxta apicem articulati, supra articulationem ca 3 mm lg. sordide purpurascentes, pilis pluricellularibus peracutis incurvatis saltem ex parte gibberibus sat magnis (i. e. cellulis basalibus incrassatis) insidentibus haud densis vel densiusculis vestiti. Calyx late campanulatus, 7—8 mm lg., $^1/_3$ corollae radio paullo longior regularis, sicut pedicelli sed paullo densius et insuper glandulis breviter stipitatis perpaucis pilosus, usque ad medium et ultra lobatus, ejus lobi 4—6 mm lg. ad nervum medium et apice brunnescenti-violascentes, e basi ovata membranacea in acumen tenue lineari-lanceolatum vel fere subuliforme 2—3 mm lg. contracti, setis sparsioribus erecto patentibus tecti. Corolla pallide violascenti-coerulaea, stella extus rubella intus flavescenti in medianis petalorum, subrotata, sat ampla, ca 3 cm diam., lobis 15 mm latis potius breviusculis 7 mm lg., dimidium radii corollae vix attingentibus, e basi arcuata in acumen albescentem parvum triangularem exeuntibus apice utrinque dense vestitum, extus in parte mediana petalorum parcius pilosa. Filamenta ad 2 mm longa et 1 mm crassa, glabra; antherae extus flavae intus vix pallidiores, lanceolatae, parvae, ca 4.5 mm lg., basi latissimae ca 2 mm lt. apiceque emarginatae. Ovarium ovoideum. Stylus ca 8 mm lg., antheras vix vel parum superans, paullo supra basin papillis brevibus creberrimis obsitus, fere usque ad medium styli ascendentibus, ceterum glaber. Stigma subglobosum, sat magnum, ca 1 mm lg. et lat., stylo manifeste crassius, apice emarginatum.—V. v. c.

Habitat in Peruvia australi, pag. Kcaira, Granja Escuela del Cuzco (sponte), ubi 18. XI 1932 a cl. M. Kaufmann fuit collecta; e tuberibus ab eo missis prope Leninopolin educatur.

(Nomen vernaculum: «papa de los cerros».)

Affinitas: Habitus fere *S. andigeni* Juz. et Buk., attamen jam calyce et antheris parvis et praeterea pedicello altius articulato abhorret. A *S. aracc-papa* differt caule altiore, foliis remotis, foliolo terminali basi subcordato, pedunculo robustiore, pedicellis crassioribus brevioribusque, alte articulatis, calycis lobis longioribus, corolla submajore lobis brevioribus, antheris parvis, stylo breviore papillis altius ascendentibus et stigmate crassiore instructo.

Clarissimo et amicissimo prof. Dr. F. L. Herrerae (Cuscoensi) dedicatur.

Solanum Urubambae Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, stolonibus longe repentibus; tuberibus ad 4 cm diam., oblongo-rotundatis, epidermide flavida. Caulis 30—40 cm altus, basi ascendens, flexuosus, 3—5 mm diam., pilis breviusculis et brevibus paucicellulatis acutis densiuscule vestitus, sulcatus sed exalatus. Folia 5—20 cm lg., sat approximata (internodiis 0.3—2.8 cm lg.), imparipinnata, jugis lateralibus 1—3 (plerumque 2), petiolo elongato 1.5—6.5 cm lg. cum rhachide supra bisulcato densissime subtus densiuscule modo caulium piloso; foliolis interjectis perpaucis vel plerumque nullis, inter paria duo suprema rarissime 1, ceterum deficientibus, late obovatis sessilibus; foliola lateralia ovata, basi oblique rotundata vel leviter cordata, apice acutata vel breve acuminata ± longe petiolulata petiolulo (1—) 2—6 mm lg., superiora 1.2—5 cm lg., 0.7—2.5 cm lt., plerumque paullo infra medium latissima; paris infimi in foliis trijugis semper, in bijugis interdum superioribus multo minora, plerumque autem iis subaequantia; terminale late ovatum vel obovatum basi subcordatum vel ex rotundato abrupte attenuatum et in petiolulum 0.4—2.5 cm lg. decurrens, apice breve acuminatum, 2.5—6 cm lg., 1.2—4.7 cm lt. plerumque in media parte vel supra medium latissimum; omnia supra dense subadpresse pilosa, subtus densissime pilosa velutina, pilis brevibus paucicellulatis. Inflorescentia lateralis caulem manifeste superans, (3—) 5—14-flora. Pedunculus 4—5.5 cm lg., pilis brevibus patentibus densiuscule pilosus, bifurcatus. Pedicelli tenues 0.7—1.5 cm lg., infra medium vel paullo supra basin articulati, supra articulationem nodulatam 6—9 mm lg., tota longitudine pilis brevibus et brevissimis horizontaliter patentibus dense tecti, admixtis glandulis brevissime stipitatis minimis, apicem versus incrassati. Calyx ca 5 mm lg., corollae radii dimidium attingens, late campanulatus, basi rotundatus, a pedicello bene limitatus, dense breviter pilosus et glandulosus, usque ad medium lobatus lobis late semiovatis vel fere semirotundatis apice in acumen mucroniforme parvum subito attenuatis parcius pilosis. Corolla ca 2 cm diam. rotata, patens, colore non annotato, ut videtur lilacino, lobis brevibus ca 4 mm lg., arcuatis, altero ab altero incerte limitatis, in acumen magnum ca 2 mm lg. anguste triangulare acutum apice utrinque sicut extus pars mediana petalorum densissime v. dense puberulum subito exeuntibus. Filamenta brevia, in parte libera non ultra 1 mm lg. glabra. Antherae lineares ca 5 mm lg. et 1.5 mm crassae, basi apiceque profunde emarginatae, poris introrsis subapicalibus. Stylus parum exsertus, ca 7 mm lg., tenuis, in dimidio inferiore papillis manifestis acutis obtectus; stigma late ovoideum, ca 0.5 mm lg., styli apice manifeste crassius.—V. v. sp. (descriptio autem ad specimina sicca redacta est).

Habitat in Peruvia australi, dept. de Cuzco, prov. de Urubamba,

inter Santa Rita et Ckellomayo (in valle fl. Urubamba), in lapidosis 31. VII 1927, fl. S. Juzepczuk sub No. 10973.

Solanum acroglossum Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, stolonibus brevibus tenuibus 3.5—7 cm lg., horizontaliter repentibus, tuberibus parvis subrotundis. Caulis 35—65 cm altus, suberectus, firmus, ab internodio ad internodium paululum declinatus, simplex vel supra medium paullo ramosus, inferne teres, superne lineis decurrentibus percursus attamen exalatus, glabrescens vel superne pilis solitariis brevibus adspersus. Folia remota vel sat crebra, ad basin plantae tamen non rosulantia, infima 1.3—4 cm lg. simplicia, cetera 4—11 cm lg. imparipinnata; petiolus 0.9—2.3 cm lg. cum rhachide supra bisulcatus, glabrescens; plerumque 1-juga, nonnulla 2-juga, foliolis jugi infimi ovatis, basi apiceque rotundatis, breve petiolulatis, foliolis interjectis nullis; foliola lateralia sessilia, oblonga vel lanceolata, basi angustata, latere basoscopo decurrentia, apice in foliis inferioribus obtusa, ceterum sensim in acumen anguste lingulatum obtusiusculum protracta, 0.5—5.7 cm lg., 0.2—1.6 cm lt., in medio v. plerumque infra medium latissima; terminale 2.5—15 mm longe petiolulatum, oblongo-lanceolatum vel obovato-lanceolatum, basi cuneatum, apice in foliis infimis obtusatum, ceterum sensim acuminatum, acumine linguiformi obtuso vel obtusiusculo, 2.7—7.5 cm lg., 0.9—2.7 cm lt., saepius in media parte latissimum; omnia sat laete viridia, subtus multo pallidiora, margine setulis brevibus erecto-patentibus subdenticulato ciliata ceterum glabrescentia vel glabra. Inflorescentia pauciflora floribus 3—5, pedunculo subterminali gracili 1.5—5 cm lg. glabrescenti, cincinniformis, foliosa, pedicellis ex axillis foliorum parvorum reductorum praeter infimum ternatum plerumque simplicium orientibus, 0.8—2.5 cm longis, gracilibus, glabrescentibus, in medio articulatis, supra articulationem 4.5—12 mm lg. Calyx campanulatus, 5—5.5 mm lg., basi angustato-subrotundatus a pedicello apice conspicue incrassato bene limitatus, ex toto glabrescens; ejus lobi 3—5 mm lg., tubum calycis manifeste superantes e basi semirotundato semiovatove in acumen bene evolutum, 2—2.5 mm lg. lineare vel oblongo-lineare apice obtusatum subito exeuntes. Corolla ca 3 cm diam., rotata, patens, obscure cyaneo-violacea, lobis haud altis tertiam partem radii occupantibus, altera ab altera bene limitatis, e basi depresso-semirotundata arcuatave in acumen mediocre sat anguste triangulare acutiusculum apice extus margineque dense puberulum intus glabrescens subito exeuntibus. Filamenta ca 2 mm lg., 0.75 mm crassa glabra; antherae 6 mm lg. lineari-lanceolata, basi latiore 1.5 mm lat. cordata, apice leviter emarginata, poris introrsis apicalibus. Stylus exsertus, tenuis 1 cm lg., paullo supra basin glabrum usque ad medium papillis minutissimis haud densis tectus, stigmate claviformi,

styli apice paulio dilatato manifeste crassiore, 0.5 mm lg., 1 mm lt., apice lobulato.—V. v. sp.

Habitat in Peruvia, dept. de Junin, prope opp. Cerro de Pasco, inter Cajamarca et Huariaca, loco subumbroso in fruticeto, 8. III 1927, fl. leg. S. Juzepczuk sub No. 10672.

Solanum semidemissum Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, sat humile attamen altius quam *S. demissum* Lindl. verum. Caulis ca 20—22 cm altus, suberectus, ab internodio ad internodium leviter flexuosus, apice autem haud inflexus, intense sordide violascens sicut omnes partes virides pilis pluricellularibus acutis albidis satis densis vestitus, internodiis 1—3.5 cm longis, basi in statu juvenili erosulatus. Folia ad 12 cm lg. interrupte pinnata, jugis (1 —) 2—4, foliolum terminale lateralibus manifeste majus ad 4.7 × 3.2 cm, plerumque autem ca 4.2 × 2.8 cm, foliolis paris supremi tunc 3.5 × 2.2 cm paria inferiora basin versus gradatim diminuta, foliola interjecta pauca—parum numerosa, minuscula, inter paria duo suprema 2—4; foliola omnia superne sat laete viridia (iis *S. demissi* autem magis obscura), pilis pluricellularibus acutis, longis, sat densis, subtus pallidiora pilis brevioribus, praecipue in venis venulisque densioribus, in mesophyllo sparsis tecta. Inflorescentia furcata haud multiflora, ca 7-flora, terminalis, tempore florendi ramo ex axilla folii paenultimi oriundo plerumque nondum superata. Pedunculus communis sat longus ca 2.5 cm lg.; pedicelli sat longi, infimus florens ad 3 cm lg., in parte superiore — ca 8 mm infra apicem — articulati, violaceo suffusi, pilis albis pluricellularibus acutis crispatis sat dense vestiti, admixtis glandulis minimis breviter stipitatis. Calyx campanulatus, 8—9 mm lg., lobis in parte libera anguste triangularibus haud v. inconspicue mucronatis, 4 mm lg., basi 2 mm lt. sicut pedicelli attamen densius pilis magis appressis vestitis. Corolla patens, ca 3 mm diam., etiam in statu florente plus minusve nutans, obscure violacea, stella pallide flavescente; lobi breviusculi, ca 4—5 mm lg., alteri ab alteris bene separati (i. e. plicis interpetalariis margine haud prominentibus ut in *S. demisso*), in acumen sat breve latiusculum apice inflexum exeuntes, extus in parte mediana pilis pluricellularibus tecti. Filamenta glabra, parte libera ca 2 mm (ex toto ad 5 mm) lg., ca 1 mm lt. Antherae extus obscure vitellinae, intus pallidiores, lanceolatae, basi latiores, 4.5—5 mm lg., utrinque emarginatae, poris introrsis subapicalibus obliquis. Stylus ca 8 mm lg., antheras manifeste (ca 3 mm) superans, paullo infra medium ca 0.75 mm lt., versus basin apicemque paullo angustatus, apice leviter curvatus, paullo supra basin glabram usque ad $^2/_3$ papillis sat manifestis densis instructus. Stigma capitatum, stylo manifeste crassius ca 1 mm lg. et lt. — V. v. c.

Habitat: Mexico, S. Miguel (valle de Mexico), 3250 m, Antipo-

wicz, 1929. (tubera) No. 28. — Huc accedit etiam No. 25 Antipowiczii (S. Miguel — La Venta, 3200 m), typo humilius robustum, caule basi decumbente, paullo flexuoso, foliolis lateralibus minus numerosis, calycis lobis paullo recurvatis.

Affinitas: Differt a *S. demisso* Lindl.: altius, caule strictiore, basi erosulato, internodiis longioribus, foliis obscurioribus, pedunculo communi longiore, calycis lobis forma, corolla ampliore, ejus loborum forma, filamentis, antheris styloque magis exserto altius et distinctius tpapilloso longioribus, stigmate crassiore. Forte hybrida spontanea (ferilis) ex *S. demissum* Lindl. × S. sp. (annon *S. verrucosum* Schlecht. vel *S. longipedicellatum* Bitt.?).

Solanum vallis-Mexici Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis ca 20 cm alt., flexuosus, inferne violaceus, pilis pluricellularibus acutis longiusculis crispatis haud densis tectus, alis decurrentibus vix conspicuis, gibberibus apice piliferis instructis. Folia haud longa ca 12 cm lg., jugis lateralibus 2—3 inter se remotis, foliolis interjectis paucis, inter paria duo suprema 2 (— 4) v. nullis; petiolus 2.5—3.5 cm lg., partim violaceo suffusus, rhachis alata, margine et superne in sulco mediano pilis albis longiusculis praedita, ceterum parcissime pilosa; foliola anguste ovata utrinque attenuata v. basi rotundata, lateralia breviter (non ultra 2 mm longe) petiolulata v. subsessilia, infima minuta, versus apicem increscentia, foliola paris suprremi 3—3.5 × 1.3—1.8 cm, terminale sensim in petiolulum ca 1 cm lg. attenuatum ca 4.5—5 × 2—3 cm, omnia supra laete viridia, pilis pluricellularibus acutis haud longis curvatis sparsis densiusculis tecta, subtus pallidiora, in mesophyllo pilis brevioribus tenuioribusque adspersa; folia pseudostipulacea in axillis foliorum lunulatim obliqua majuscula. Pedunculus communis ca 3 cm lg., furcatus, pilis sat densis albis longis et brevibus tectus, admixtis glandulis minimis breviter stipitatis; inflorescentia ca 8-flora; pedicelli in statu florente ca 20—25 mm lg., in medio — paullo supra medium articulati, supra articulationem ca 1 cm lg., infra articulationem densiuscule, supra articulationem parce v. parcissime pilosi (et glandulosi). Calyx campanulatus, 7—8 mm lg., sicut pedicelli violaceo suffusus, lobis lanceolatis acutis v. breve acuminatis, ca 4 × 2 mm, extus pilis pluricellularibus acutis et glandulis minimis breve stipitatis obsitis, intus crebre minutissime glandulosis. Corolla pallide violacea, stella flavescenti in medianis petalorum, patens, sat magna, ca 3—3.3 cm diam., lobis 16 mm lt., haud altis, arcuatis, lateraliter inter se fere confluentibus, in acumen sat magnum, triangulare, 4 × (basi) 6 mm exeuntibus, extus apice densiuscule, inferius in media parte disperse pilosis, plicis interpetalariis autem glaberrimis. Filamenta ca 2 mm lg. et ad 1 mm lt. glabra; antherae extus flavae,

intus pallidiores fere sulphureae, lanceolatae, basi latiores, ca 1.5 mm lt. et 5—5.5 mm lg. utrinque emarginatae. Stylus ca 9 mm lg., apice curvatus, antheras paullo superans, paullo supra basin glabram — fere usque ad medium papillis minutissimis crebris obsitus; stigma breve capitatum, stylo paullo crassius, 0.75 mm lg., 0.5 mm crassum.—V. v. c.

Habitat: Mexico, Malinale (valle de Mexico), 2940 m, Antipowicz, 1929. (tubera) No. 12 (typus!) et 14; huc accedere videtur planta e Monte Alegre (valle de Mexico), ejusdem No. 19; prope Leninopolin educatur.

Affinitas: Multis notis inter *S. verrucoso* Schlecht. et *S. longipedicellato* Bitt. vagat; a priore discedit caule humiliore flexuoso, jugis foliorum sparsius pubescentium minus numerosis, foliolis paululum latioribus brevius petiolulatis, corollae colore pallidiore, ejus loborum acuminibus majusculis, filamentis antherisque longioribus, stylo papilloso; a *S. longipedicellato* Bitt. abhorret statura humiliore, foliis minus longis, foliolis minus numerosis, inflorescentia depauperata, pedicellis plerumque in medio articulatis, supra medium ± pilosis, calyce piloso, corolla pallide violacea neque alba submajore, filamentis longioribus etc.

III. Acaulia Juz.

Solanum punae Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, parvum, acaule vel subacaule, stolonibus horizontaliter repentibus sat longis, tuberibus parvis subrotundis. Caulis nullus vel brevissimus, in speciminibus spontaneis plerumque non ultra 3 cm altus, in speciminibus cultis saepe longior. Folia in rosulas densas normaliter 4—12 cm diam. approximata, 1.5—5 cm lg., imparipinnata 2—4-juga (plerumque 3-juga), foliolis interjectis nullis, petiolo 2—12 mm lg., basi dilatato, ceterum cum rhachide semitereti, pallide viridi, pilis sparsis longis vel longissimis pluricellularibus flexuosis patentibus piloso, supra bisulcato densissime piloso; foliola a basi ad apicem foliorum sensim majora, lateralia 2—10 cm lg., 1.25—6 cm lt., ovata vel late ovata, basi rotundata vel saepius leviter cordata, sessilia vel brevissime petiolulata, latere basoscopo in alam rhachidis decurrentia apice obtusa vel brevissime acuminata, terminale lateralibus manifeste majus 8—15 mm lg., 6.5—14 mm lt., 1—4 mm longe petiolulatum suborbiculare v. subreniforme, basi in petiolulum subito angustatum, late cuneatum, apice plerumque rotundatum; omnia sat obscure-glaucescenti viridia, supra nervis impressis rugosa, margine paullo crispata, supra tota facie vel imprimis juxta marginem subtus ad nervos pilis longis pluricellularibus flexuosis patentibus disperse pilosa, in margine densius pilosa. Pedunculus plerumque nullus; inflorescentia pauciflora, floribus 2—4 in axillis foliorum rosulae aggregatis. Pedicelli 3—6 mm

lg., plerumque violascentes pilis longissimis patentibus pluricellularibus singulis vel dispersis pilosi, articulatione valde inconspicua ad basin floris sita vel subnulla; fructiferi curvati vel flexuosi. Calyx ca 5 mm lg., apice ad 6 mm diam., campanulatus, basi angustatus vel subtruncatus, obscure viridis, plerumque ± violascens, lobis late ovatis in acumen lineare acutiusculum contractis, pilis longis multicellularibus flexuosis subcrispatis sparsis ad lobos densioribus pilosus. Corolla parva, infundibuliformis, ca 8 mm lg. et 1 cm diam., sat obscure viridis, lobis brevissimis, altero ab altero incerte limitatis (i. e. incisura inter lobos subnulla), apice in acumen triangulare margine apiceque minute puberulum exeuntibus. Filamenta sat longa antheris parvis, ±3 mm lg., anguste ovatis, utrinque emarginatis vix breviora. Stylus crassiusculus, parum exsertus, inferne minute papillosus. Stigma obovatum, apice emarginatum. Bacca subglobosa, violascens.— V. v. c. et sp.

Habitat in Peruvia, Cerro de Pasco, in formatione dicta «puna», ad saxa, 2. II 1927 fl. fr. S. Juzepczuk sub No. 10414, et in pascuis ad lacum, 4. II 1927 fl. et fr., idem sub No. 10435; e tuberibus eodem tempore lectis prope Petropolin educatur.

Affinitas: Proles ex affinitate *S. acaulis* Bitt., a quo jam foliis constanter exinterrupte pinnatis distincta (forsan cum *S. acauli* var. *subexinterrupto* Bitt. identica?).

S. depexum Juz. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum, subacaule, stolonibus subterraneis tenuibus repens, tuberibus parvis rotundatis. Caulis brevissimus aut subnullus, in speciminibus apricis plerumque non ultra 3 cm alt., pallide viridis, glabrescens, exalatus. Folia dense rosulantia, 4—14 cm lg., imparipinnata, 5-juga, foliolis interjectis deficientibus; petiolus 1—5 cm lg., cum rhachide semiteres, pallide viridis, supra bisulcatus, in sole violascens, pilis sparsis brevibus curvatis subappressis pilosus; foliola a basi usque ad apicem sensim majora, lateralia superiora 1—2.5 cm × 0.8—1.5 cm, ovata, basi leviter cordata sessilia apice obtusa, terminale 2—6 mm longe petiolulatum, late ovatum v. suborbiculare lateralibus manifeste majus 1.5—3.7 × 1.3—3.5 cm; omnia supra obscure viridia, nervis nervulisque impressis, subtus pallescenti viridia, utrinque (subtus praesertim ad nervos) pilis parvis curvatis accumbentibus disperse pilosa. Pedunculus non evolutus vixve evolutus; inflorescentia 3—5-flora, floribus quasi in axillis foliorum dispositis. Pedicelli 1.5—2.5 cm lg., pallide vel plerumque sat obscure violacei, sicut folia pilosae et praeterea glandulis parvis breviter stipitatis flavescentibus, inferne sparsis, superne densiusculis tecti; articulatione plerumque fere inconspicua, nonnuquam autem ob ejus colorem virescentem vel ob partem pedicelli infra articulationem crassiorem vel ob pedicellum in articulatione

paululum declinatum subconspicua, 2—3 mm infra basin calycis sita. Calyx ca 6 mm lg., apice ca 5 mm diam., campanulatus basi angustatus et in pedicellum paulatim transiens, violascens, lobis ovato-triangularibus apicem versus sensim angustatis, acutiusculis, pilis brevibus curvatis subappressis admixtis glandulis parvis sat dense pilosus, lobis parce glandulosis. Corolla parva, infundibuliformis, ca 1 cm lg., 1.5 cm diam., violascenti-azurea, stella flavescenti in medianis petalorum, lobis brevibus, ca 2 mm lg., altero ab altero vix conspicue limitatis, apice in acumen majusculum, triangulare, extus margineque dense et minute puberulum subito exeuntibus, lobis extus in media parte disperse puberulis. Filamenta 2.5 mm lg., 0.75 mm lt., basi dilatata; antherae anguste ovato lineares, parvae, 3 mm lg., 1.25 mm lt., basi anguste cordatae, extus obscure luteae. Stylus crassiusculus, 5 mm lg., in $^1/_3$ inferiore vel paullo superius minute papillosus; stigma ovoideum v. subglobosum, ca 1 mm lg., 0.5—0.75 mm lt. Bacca ovoidea, apice acutiuscula, immatura ca 1 cm lg.— V. v. c.

Habitat in Republ. Argentina inter Jujuy et Salta, La Pena, leg. K. v. Rosenstiel (tubera misit cl. Dr. Schick).— Forma hujus speciei major macrophylla, foliis ad 19 cm lg., 3—4 (—5)-jugis, foliolis lateralibus superioribus 4 × 2.5 cm, terminali 5 × 4.6 cm, baccis compresso late ovoideis 2 × 1.5 cm ad pagum San José ab eodem collectore decerpta est.

Affinitas: Proxima *S. punae* Juz., a quo jam pubescentia totae plantae e pilis brevibus subappressis constante bene differt.

IV. Pinnatisecta Rydb.

S. gibberulosum Juz. et Buk. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis (in specimine examinato) 22 cm altus, solum 3—4 mm crassus, erectus, ab angulo ad angulum paullo declinatus, pallide viridis, atro-violaceo impunctatus et (juxta petiolos) maculatus, angulatus, hic et illic lineis decurrentibus notatus, alis autem deficientibus, pilis mediocribus rigidiusculis curvatis adspersus, gibberulis magnis mammiformibus insidentibus, admixtis glandulis breve stipitatis; internodia valde abbreviata, 1—1.5 cm lg.; folia dense secuta, 8—15 cm lg., interrupte imparipinnata, petiolis 0.8—4 cm lg., cum rhachide pallide viridibus ad basin petiolulorum atro-violaceo maculatis, pilis curvatis tuberculis parvis — majusculis insidentibus adspersis et praeterea glandulosis, (2—) 4—5-juga, foliolis interjectis 0—3 in numero, inter paria duo suprema 0—2, late ovatis v. rotundatis, basi rotundatis, breve petiolulatis; foliola ovata vel late ovata, basi oblique cordata vel truncata, obtusiuscula, 1.7—3.9 cm lg., 0.9—2.3 cm lata, in medio vel paullo infra medium latissima, petiolulis 2—12 mm lg.; terminale lateralibus conforme, 3—5 cm lg., 1.6—2.7 cm latum, basi rotundatum,

in petiolulum late decurrens, obtusiusculum, petiolulo 8—18 mm lg.; omnia crassiuscula, paullo flavescenti-viridia supra tota facie, subtus solum ad nervos disperse margine densius pilosa, pilis rigidiusculis curvatis et accumbentibus, brevibus vel mediocribus gibberulis ± magnis insidentibus; folia pseudostipulacea magna, semicordato-semilunaria, obtusa vel acutiuscula. Inflorescentia 3—7-flora; pedunculus 2—5 cm lg., pilis parvis vel mediocribus rigidiusculis acutis hamato-incurvatis gibberulis magnis insidentibus, admixtis glandulis parvis breve stipitatis pilosus; pedicelli 16—19 mm lg., pallide virides, articulatione annuli violacei instar infra medium sito, infra articulationem sicut pedunculus vestiti, supra articulationem ca 1 cm lg. pilis minoribus gibberulis parum conspicuis insidentibus; superne dilatati, sed a calyce sat bene limitati. Calyx 6 mm lg., basi sat obscure viridis, ceterum pallide-viridis, tubo 2.5 mm lg., lobis ovatis, 3.5 mm lg., apice acutatis, acuminibus fere obsoletis, pilis sparsis subadpressis acutis tectus, admixtis glandulis breviter stipitatis. Corolla alba, stella virescenti in medianis petalorum, ca 3 cm diam., stellata, fere ad $^3/_4$ partita, lobis ca 12 mm lg. anguste triangularibus vel late lanceolatis, in acumen magnum, ca 5 mm lg., acutum, paullo revolutum sensim angustatis margine dense tenuiter pilosum, extus sicut petalorum pars mediana disperse pilosum. Filamenta in parte libera 1.5 mm lg., 1 mm lt. glabra; antherae lanceolatae, 6 mm lg., basi 2 mm lt., profunde cordatae, apice emarginatae, extus vitellinae, intus pallide luteae. Stylus longus et sat tenuis, paullo supra basin glabrum papillis minimis parum conspicuis haud densis tectus usque ad medium ascendentibus; stigma oblongo-ovoideum, apice rotundatum, 0.75 mm lg., 0.5 mm lt., styli apice paullo crassius. — V. v. c.

Habitat in Republ. Argentina, prov. de Cordoba, Manfredi 1935 leg. cl. R. Millan; e tuberibus ab eo sub No. G-1183 missis prope Leninopolin enatum.

Affinitas: Species jam pubescentia peculiari ab affinibus diversa.

Solanum Parodii Juz. et Buk. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis 25—30 cm altus, 4—7 mm crassus, erectus, ab angulo ad angulum paullo declinatus, pallide viridis, atro-violaceo punctatus et maculatus, alis sat latis valde crispatis atro-violaceis percursus, glaber, ad alas pilis sparsis brevibus gibberibus parvis insidentibus pilosus; internodia valde abbreviata 1—1.5 cm lg. Folia dense secuta, 10—22 cm lg., interrupte imparipinnata, petiolis 1—4.5 cm lg., cum rhachide pallide viridibus, ad basin petiolulorum atro-violaceo maculatis, supra breve appresse pilosis, 5—7-juga, foliolis interjectis 0—5 in numero inter paria duo suprema 0—2, late ovatis vel rotundatis, basi oblique rotundatis, petiolulo brevissimo insidentibus; foliola lateralia anguste ovato-lanceolata basi rotundata vel leviter cordata,

apice acutiuscula vel paullo acuminata, suprema 2.2—6.2 cm lg., 1.1—2.4 cm lt., in medio latissima, petiolulis 2—11 mm lg.; terminale ejusdem formae 2.4—6.4 cm lg., 1.1—3.1 cm lt., basi paullo oblique rotundatum, apice longe acuminatum acutiusculum, petiolulo 0.6—2 cm lg.; omnia crassa subflavescenti-viridia supra tota facie subtus ad nervos pilis dispersis parvis sed rigidis curvatis accumbentibus pilosa, pilis supra ad nervum medium densioribus rectis appressis; folia pseudostipulacea mediocria, semicordato-semilunaria, obtusiuscula. Inflorescentia ±6-flora; pedunculus ad 5 cm lg., setulis densiusculis parvis incurvatis subappressis tectus, admixtis glandulis minimis breve stipitatis; pedicelli infra articulationem 6—7 mm lg., sicut pedunculus pilosi, supra articulationem 8—8.5 mm lg., pallide virides, glabri, apice dilatati et in calycem paulatim transeuntes. Calyx infundibuliformis, parvus, ca 4.5 mm lg., pallide viridis, tubo brevissimo ca 1—1.5 mm lg., lobis fere albido-viridibus, sat late ovatis, margine anguste membranaceis, apice obtusatis et breviter mucronatis; glaber vel (sub lente) glandulis et papillis minimis tectus. Corolla (ut videtur) non ultra 2 cm diam., alba, stellata, lobis anguste triangularibus acutis, apice extus dense pilosulis. Filamenta relative longa, in parte libera 2 mm lg. (longitudine generali 3.5 mm), 0.5—0.75 mm lt., glabra; antherae lanceolatae, 5 mm lg., basi 1.5 mm lt. sicut apice emarginatae, extus intense intus pallescenti-luteae, poris apicalibus introrsis. Stylus 9 mm lg., exsertus, tenuis, in $^1/_3$ inferiore papillis minimis modice densis tectus; stigma parvum, 0.5 mm lg., stylo vix crassius.—V. v. c.

Habitat in Republ. Argentina, prov. de Tucuman, Rio Chico, 1934; e tuberibus a cl. R. Millan sub No. G-980 missis prope Leninopolin educatum (Nomina vernacula: «papa de zorro, papa de campo, papa loca»).

Affinitas: Differt a *S. gibberuloso* caulibus sat late crispato-alatis, foliolis numerosioribus angustioribus pilis basi egibberulosis tectis, calyce et corolla minoribus, filamentis longioribus et angustioribus.

Clarissimo Dr. Lorenzo Parodi dedicatum.

Solanum Garciae Juz. et Buk. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis 12—23 cm altus, solum ca 3 mm crassus, erectus, ab angulo ad angulum leviter declinatus, viridis, raro hic et illic minute atro-violaceo irroratus, juxta petiolum maculis parvis atro-violaceis notatus, angulosus, sed omnino exalatus, pilis solitariis vel dispersis parvis subappressis pilosus; internodia breviuscula, 1—25 cm lg. Folia approximata, 5.5—11 cm lg., interrupte imparipinnata, petiolis 0.7—2.3 cm lg. cum rhachide viridibus, ad basin petiolulorum atro-violaceo maculatis, pilis dispersis breviusculis curvatis (imprimis supra) pilosis, 3-juga, foliolis interjectis 0—4 in numero, inter paria duo sup-

rema 0—2, late ovatis basi angustatis brevissime petiolulatis vel sessilibus; foliola lateralia ovata vel late ovata, basi oblique cordata apice obtusiuscula vel paullo acuminata summo apice obtusa, 0.8—3.3 cm lg., 0.8—20 mm lt. infra medium latissima, 1—4 mm longe petiolulata; terminale ejusdem formae 1.7—4.6 cm lg., 1—3.5 cm lat. basi rotundatum, obtusum vel acutiusculum, petiolulo 7—13 mm lg.; omnia crassiuscula sat obscure viridia supra pilis dispersis margine densis curvatis breviusculis et rigidiusculis pilosa, subtus ad nervos disperse pilosa; folia pseudostipulacea mediocria reniformia apice rotundata. Inflorescentia 5—8 flora; pedunculus ca 6 cm longus teres, setulis parvis incurvatis disperse pilosus admixtis glandulis breviter stipitatis; pedicelli longi et tenues 2.8—3.2 cm lg. pallide virides, infra articulationem 0.6—1.3 cm lg. sicut pedunculus pilosi, supra articulationem obscure violaceam 1.5—1.8 cm lg. (i. e. articulatione infra medium sita) densius pilosi et glandulosi pilis erecto-patentibus; apice sensim dilatati sed a calyce sat bene limitati. Calyx brevis late campanulatus basi sat obscure ceterum pallide viridis, 4—5 mm lg., pilis haud densis vel dispersis accumbentibus breviusculis pilosus glandulis minimis admixtis, lobis ca 2 mm lg. tubo aequantibus vixve brevioribus, late ovatis, margine membranaceis, apice rotundatis et in mucronem parvum non ultra 0.5 mm lg. obscure viridem sensim contractis. Corolla alba, stella flavido-virescenti, in medianis petalorum 2.7—3 cm diam. patens stellata, ad $^3/_4$ divisa, lobis ca 9 mm lg., sat anguste triangularibus, parte basali brevi in acumen magnum ca 7 mm lg. acutum sensim exeuntibus margine et extus apice breviter pilosum ceterum extus in parte mediana disperse pilosum. Filamenta brevissima, in parte libera 0.75 m lg. et lt.; antherae 4.5 mm lg., basi latiores 2 mm lt., sicut apice profunde emarginatae, extus vitellinae, intus pallide-luteae. Stylus longus et tenuis, antheris multo longior ca 9 mm lg., in $^2/_3$ inferioribus papillis densis minutissimis tectus; stigma parvum, obovatum, 0.75 mm lg., stylo vix crassius. — V. v. c.

Habitat in Republ. Argentina in vicinitate opp. Cordoba, 1935 leg. G. Garcia; e tuberibus a cl. R. Millan sub No. 1201 missis prope Leninopolin educatur.

Affinitas: Differt a praecedente caule omnino exalato, foliis paucijugis sat obscure viridibus, foliolis minoribus, pedicellis longis, filamentis brevioribus, antheris parvis; a *S. gibberuloso* praeterea pubescentia.

S. Emmeae Juz. et Buk. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis ad 35 cm alt., gracilis, suberectus, ab angulo ad angulum vix declinatus, pallescenti-viridis, acute costatus vel angustissime alatus, maculis haud numerosis pallide violaceis notatus imprimis ad basin petiolorum ramorumque sitis, glaber. Folia 6—18 cm lg. interrupte imparipinnata, petiolis 1.3—4 cm lg. cum

rhachide pallide viridibus glabris, supra profunde bisulcatis; 3—4-juga, foliolis interjectis 0—4 (—6) in numero, inter paria duo suprema 0—2, interdum etiam in petiolulo folioli terminalis foliolum interjectum 1 adest, ut quoque in petiolulis foliolorum supremorum; foliola subaequalia (solum infima ceteris multo minora) lateralia 2—4.8 cm lg., 0.8—2.3 cm lt., oblongo-ovata vel ovata, infra medium latissima, basi oblique profunde cordata, 1—10 mm longe petiolulata, terminale 2.2—5 cm lg., 1.1—2.3 cm lt., lateralibus simillimum sed paullo majus et longius acutatum (subacuminatum), petiolulo 4—17 mm lg.; omnia sat laete viridia supra ad nervum medium disperse pilosa, ceterum pilis solitariis vestita vel glabra, subtus ad nervos pilis solitariis vel disperse pilosa vel glabra, folia pseudostipulacea parva, semilunaria, curvata, acutiuscula, petiolata. Inflorescentia 4—6-flora; pedunculus ca 9 cm lg., glaber, solum apice pilis minutissimis unicellularibus dispersis vestitus solum sub lente visibilibus, admixtis glandulis stipitatis minimis; pedicelli 1.5—2.5 cm lg. supra articulationem 7—8 mm lg. (i. e. articulatione supra medium disposito), sat laete virides, sicut pedunculi pars superior pilosi, apice sensim incrassati a calyce incerte limitati. Calyx obconicus 5 mm lg., basi laete viridis superne pallide viridis, lobis tubo subaequantibus ca 2.5 mm lg., late semiovatis, apice mucronatis, lateribus membranaceis, inferne pilis miinutissimis adpressis unicellularibus adspersus, apice (ad lobos) glaber. Corolla ca 3 cm diam., alba, stella flavescenti in medianis petalorum, lobis 11—12 mm lg., 9 mm lt., tubo subduplo longioribus, ambitu angustiuscule triangularibus, parte basali in acumen ca 8 mm lg. acutum, margine et summo apice extus pilosum sensim exeuntibus. Filamenta sat longa in parte libera 1.5—2 mm lg., 1 mm lt. glabra; antherae magnae, 7—7.5 mm lg., basi 1.75 mm lt., utrinque emarginatae, poris normalibus, extus vitellinae, intus pallidiores. Stylus longissimus 13 mm lg., longe exsertus, sat dense et minutissime papillosus papillis usque ad medium styli ascendentibus; stigma longum et angustum, 1.5 mm lg., 0.5—0.75 mm lt., compresse anguste obconicum, apice paullo emarginatum, stylo fere non crassius.— V. v. c.

Habitat in Republ. Argentina (?). E tuberibus a cl. P. T. Knappe (Latvija) sub nomine «*S. Caldasii* var. *glabrescens*» missis prope Leninopolin educatum.

Affinitas: A *S. subtilius* Bitt. differt caule glaberrimo, foliis paucijugis, foliolis basi cordatis, pedicellis supra medium articulatis, corolla subduplo ampliore, antheris longioribus, stylo distincte papilloso.

Cl. Helenae Emme dedicatur.

S. Knappei Juz. et Buk. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis humilis, ca 35 cm altus, sat crassus, flexuosus, subnodosus, costatus sed exalatus, glaucescenti-pallide-viridis

purpureo suffusus vel irroratus, ad petiolorum insertionem maculatus, glaber, a basi divaricato-ramosissimus, internodiis abbreviatis. Folia 9—18 cm lg., interrupte imparipinnata, petiolis 2—3.5 cm lg., cum rhachide sicut caulis coloratis, ad insertionem foliolorum atro-violaceo maculatis, supra late et profunde bisulcatis, appresse pilosis pilis brevibus; 4—5-juga; foliolis interjectis 0—5 in numero, interdum praeterea 1—3 in petiolulis foliolorum supremorum et terminalis dispositis, inter paria duo suprema 0—2, ovatis, acutiusculis, brevissime petiolulatis; foliola lateralia fere aequalia, solum infima ceteris minora, superiora 2—5 cm lg., 1—2.5 cm lt., infra medium latissima, oblongo-ovata, basi valde obliqua profunde cordata, sat longe petiolulata petiolulis 2—8 mm lg., terminale 2.8—5.5 cm lg., 1.5—2.8 cm lt., oblongo-ovatum vel late ovatum, acutiusculum, basi profunde cordatum, 8—16 mm longe petiolulatum; omnia sat firma, sat obscure viridia, paullo nitentia, supra ad nervum medium appresse pilosa, pilis acutis setuliformibus, ceterum pilis solitariis adspersa, subtus ad nervos parce pilosa; folia pseudostipulacea parva, fere semirotundata, obtusa. Inflorescentia 12—24-flora; pedunculus 5—9 cm lg., pallescenti-viridis, plerumque obscure purpureo-maculatus, glaber; pedicelli 1.7—2.5 cm lg., sicut pedunculus colorati, glabri, articulatione notabiliter infra medium sito colorato, supra articulationem 1—1.5 mm lg. Calyx obconicus 5—6 mm lg., glaber a pedicello apice dilatato bene limitatus, tubo sat laete viridi, lobis superne pallide viridibus brevissimis 1.5 mm lg., $^1/_4$—$^1/_3$ calycis aequantibus (tubo calycis 2—3-plo brevioribus), ambitu late triangularibus, e basi arcuata vel breve trapezoidea subito in acumen mucroniforme non ultra 0.3 mm lg. exeuntia. Corolla alba stella flavescenti in medianis petalorum, 3—4 cm diam., typice stellata, lobis 10—15 mm lg. (tubo eximie longioribus), 8—12 mm lt. (angustioribus quam latis); e basi paullo rotundata in acumen fere aequilongum vel paullo longius sensim exeuntibus, margine et summo apice subtus dense pilosum. Filamenta brevia, in parte libera ca 1 mm lg.; antherae longae et angustae, 7 mm lg. basi 1.75 mm lt. lateribus subappendiculatis, apice emarginatae, poris normalibus, extus intense luteae intus fere sulphureae. Ovarium late ovoideum. Stylus valde exsertus, 13 mm lg., glaber, basi incrassatus, versus apicem valde attenuatus, summo apice autem iterum incrassatus et a stigmate incerte limitatus; stigma 1.5 mm lg., 0.75 mm lt., obovatum, apice ± emarginatum.— V. v. c.

Habitat in Republ. Argentina, Salta; e tuberibus a cl. P. T. Knappe (Latvija) missis prope Leninopolin educatur.

(Nom. vernaculum: «papa del monte».)

Affinitas: Valde affinis praecedenti, a quo differt habitu robustiore, foliorum jugis numerosioribus, inflorescentia multiflora, pedicellis infra medium articulatis, calycis lobis multo brevioribus, filamentis brevioribus.

Solanum Schickii Juz. et Buk. n. sp.

Herbaceum, tuberiferum. Caulis (in speciminibus cultis) altus 75—90 cm lg., 7—9 mm crassus, erectus, fere strictus, pallide viridis maculis numerosissimis atro-purpureis saepe fere confluentibus, sectione transversali trigonus, alis bene evolutis ad 3 mm lt. haud undulatis atro-violaceis percursus, glaber, pilis solitariis minimis incurvatis denticulis parvis ad alas dispositis insidentibus; internodia valde elongata 5—15 cm lg. Folia valde remota, 15—28 cm lg., interrupte imparipinnata, petiolis 2.5—5 cm lg. cum rhachide pallide viridibus, lineis atro-violaceis notatis, solum supra pilis parvis appresse pilosis; 5-juga, foliolis interjectis 0—6, inter paria duo suprema 0—2, late ovatis vel fere orbicularibus, basi rotundatis vel leviter cordatis, brevissime petiolulatis, interdum etiam in petiolulo folioli terminalis foliola interjecta 1—2 adsunt; lateralia oblongo-ovata, basi valde oblique rotundata vel leviter cordata, apice acutiuscula vel paullo acuminata, 3.9—7.6 cm lg., 1.5—2.8 cm lt., infra medium latissima, petiolulis 2—4 mm lg.; terminale ovatum, 5.2—8.3 cm lg., 2.4—4.3 mm lt., basi paullo oblique vel aequaliter rotundatum vel leviter cordatum, apice acutum vel paullo acuminatum, petiolulo 9—20 mm lg.; omnia sat tenuia sat obscure viridia supra tota facie, subtus solum ad nervos pilis minimis sparsis accumbentibus pilosa; folia pseudostipulacea mediocria vel sat magna reniformia vel semilunaria obtusiuscula. Inflorescentia multiflora, 7—22-flora; pedunculus 4—9 cm lg. glaber; pedicelli 1.3—2.2 cm lg., glabri, supra medium articulati, supra articulationem 4.5—5 mm lg., apice sensim dilatati, sed a calyce bene limitati. Calyx 5 mm lg., pallescenti-viridis, glaber vel sub lente minutissime papillosus, usque ad $^1/_2$ divisus, lobis ca 2.5 mm lg., e basi late semielliptica in mucronem majusculum 0.75 mm lg. obscure viridem angustatis. Corolla alba stella hyalina vix virescenti-flavida in medianis petalorum, 3.5 cm diam., stellata, lobis tubo corollae subduplo longioribus, 1.1—1.2 cm lg., basi 9—11 mm lt., sat anguste triangularibus, parte basali in acumen paullo longius solum ad marginem pilosum sensim transeuntibus. Filamenta in parte libera 2 mm lg., 0.75 mm lt., glabra; antherae 7 mm lg., basi ca 2 mm lg. profunde cordatae, apice valde emarginatae, poris normalibus, extus laete luteae, intus fere sulphureae. Ovarium breve ovoideum. Stylus 11 mm lg., tenuis, valde exsertus, paullo supra basin glabram papillis densissimis minutissimis sed bene conspicuis usque ad medium ascendentibus tectus; stigma parvum, 0.75 mm lg., 0.5 mm lt., stylo fere non crassius, compresse breve ovoideum, apice paullo emarginatum.

Habitat in Republ. Argentina, prov. de Tucuman. E tuberibus anno 1935 a cl. Dr. Schick Siambon (cui dedicatur) missis prope Leninopolin educatum.

Affinitas: Sub nomine *S. chacoensis* Bitt. missum, statura alta, inter-

nodiis elongatis, alis caulis latis omnino planis intense coloratis, inflorescentia multiflora, pedicellis alte articulatis, calycis lobis oblongoacuminatis notabilis.

Ботанический институт.
Академия Наук СССР.
Ленинград.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Berthault P., Recherches botaniques sur les variétés cultivées du Solanum tuberosum et les espèces sauvages de Solanum tubérifères voisins, Annales de la Science Agronomique, vol. 28, 1911, Nos 1, 2, 3, 4.
[2] Bitter G., Solana nova vel minus cognita. I—XIII. Fedde Repert. spec. novar. regni vegetab. Fasc. X, XI, XII, 1912—1913.
[3] De Candolle A., Origine des plantes cultivées, 5e ed., p. 375, 1912.
[4] De Candolle A., Nouvelles recherches sur le type sauvage de la pomme de terre, Arch. sci. phys. nat. ser. XV, 1886, p. 425—438.
[5] Juzepczuk S. W. and Bukasov S. M., A Contribution to the Question of the Origin of the Potato, Proc. USSR Cong. Genetics, vol. III, p. 607, 609; 602, 599, 1929.
[6] Wittmack L., Die Stammpflanze unserer Kartoffel, Landwirtschaftl. Jahrbücher, Bd. XXXVIII, Ergänzungsb. V, p. 551—605, 1909.
[7] Wittmack L., Einige neue Solanum-arten aus der Tuberarium-Gruppe, Engl. Botan. Jahrb., Bd. XV, Supplement-Band, p. 539—555, 1914.
[8] Юзепчук С. В. и Букасов С. М., К вопросу о происхождении картофеля, Труды Всесоюзного съезда по генетике и селекции, т. III, стр. 607, 609; 602, 599, 1929.

S. W. JUZEPCZUK. NEW SPECIES OF THE GENUS *SOLANUM* L. IN THE GROUP *TUBERARIUM* DUN.

SUMMARY

The section (or subgenus) *Tuberarium* Dun. of the genus *Solanum* L. is of twofold interest from a taxonomic point of view. A. De Candolle ([3]) compared it, as regards the taxonomic significance of its component species, with such genera as *Rosa* L. and *Rubus* L. The classical works of G. Bitter ([2]) and also recent works of Soviet botanists lead one to consider such a comparison far more profound than it could have appeared to De Candolle himself. The large number of species in this group (as yet, of course, far from being exhaustively determined), the difficulty of making precise demarcations between these species, owing to the fact that their distinguishing characters are somewhat finedrawn, and the ease with which the various species in this group intercross, forming a complete «polyploid series» (with chromosome numbers: $2n = 24$, 36, 48, 60, and 72) and, apparently, passing, or at least having recently passed, through a period of intensified development of processes of species formation — all this makes this group to a certain degree similar to the genera mentioned by De Candolle, genera belonging, as we know, to those most difficult to classify, and for that very reason most fascinating of all the genera of the European flora.

Of even greater significance, however, is the circumstance that to this group belongs one of the most important and most popular of our cultivated plants — the potato. The state of our knowledge as to the taxonomy of this group has a direct bearing on the solution of the problem of the origin of the potato, which is of such vital importance in making the fullest use of the potato in breeding work. The correctness of the foregoing statement is clearly substantiated by the fact that a number of investigators, writing on the problem of the origin of the potato, were compelled to a greater or lesser extent to devote their attention to an elaboration of the taxonomy of this group (e. g. De Candolle ([4]), Wittmack ([6], [7]) and Berthault ([1]). And if the problem of the origin of the potato has not yet been definitely solved, it is evident that one of the chief reasons lies in the insufficient extent to which the wild species of the section *Tuberarium* have been studied. Literature on the taxonomy of this group, as compared with that on the above-mentioned genera *Rosa* and *Rubus*, is still quite meagre, the number of scientists devoting their efforts along this line is very limited, and, consequently, the problem as to what species compose the section *Tuberarium* has not yet by any means been elucidated in a comprehensive manner. The explanation of this situation lies, first of all, in the paucity of material on the given group and the difficulty of obtaining material, owing to the remoteness and comparative inaccessibility of those regions where the wild species of this group grow (Central and South America). European herbaria, as a rule, contain very few specimens of species belonging to the section *Tuberarium*. Collectors seldom collect these plants, which ordinarily blossom during a comparatively short period and often constitute veritable ephemeral plants. They are, moreover, often overlooked or even consciously ignored by collectors, who mistake them for cultivated potatoes run wild. For instance, even such an experienced botanist as A. Weberbauer acknowledged to me that he was guilty of such an error, having collected during his many years of work in Peru only a comparatively small number of species of this group. Another circumstance hampering the taxonomic study of the section *Tuberarium* is the fact that the distinguishing characters of its species are of such nature that, in order to get a clear picture of them, it is almost obligatory to study them in a live state.

Having become interested — at the time of our expedition in 1927—1928 to South America, particularly Peru, Bolivia and Chile — in the problem of the origin of the potato, I, naturally, considering all that I have just said, gave special attention to the collection both of herbarium material of wild species of the section *Tuberarium* and of seeds and tubers of these plants. It can not be said that I succeeded in collecting excessively extensive material. The route of the expedition — together with the briefness of the flowering period an the difficulties entailed in

finding the tubers of wild potatoes, the vines, as a rule, dying away completely after seed-bearing — made it impossible for me to include in my collections all the forms of *Tuberarium* growing in the regions visited. Nevertheless, a start was made toward a collection of living specimens of *Tuberarium*, which has now become the most extensive of any ever existing anywhere. This collection is now located at the experiment station of the USSR Institute of Plant Industry near Slutsk (Leningrad Region), under the supervision of Dr. S. M. Bukasov. Thanks to his energy and initiative, the collection is constantly being augmented by new specimens, obtained by way of exchange from other South American collectors and from various European and North American investigators working on the potato problem.

Having studied this collection for a number of years, I came to the conclusion that a considerable proportion of the forms belonged to species hitherto unknown to botanical science and that these should be described. At first I intended to include their description in one of the chapters of my new book now in press: «A Taxonomical Classification of the Potato». However, in view of the fact that many of the species which I intended to describe have already become widely known by a number of people working in the field of the genetics and breeding of potatoes and that their names have already found their way into literature as «*nomina nuda*», I considered it impossible to postpone further the Latin descriptions these species required, according to the rules on international botanical nomenclature, for legalization of the proposed names.

In the present article I have described twenty-one species in all. These do not include several species established, on the basis of specimens in the same collection, by S. M. Bukasov and already published by him, viz.:

S. Antipoviczii Bukas. (in Bull. Appl. Bot., Gen. and Plantbr. Suppl. 47, p. 216, 1930). — This species is closely related (if not identical) to *S. longipedicellatum*.

S. ajuscoense Bukas. (l. c., p. 217). — Likewise closely related to *S. longipedicellatum* Bitt.

S. coyacanum Bukas. (l. c., p. 219). — A species closely related to *S. cardiophyllum* Lindl.

S. Millanii Bukas. and Lechn. (in Revista Argent. de Agronomia, 2, p. 180, 1935). — Closely related to *S. chacoense* Bitt.

S. Henryi Bukas. and Lechn. (l. c., p. 182). — Closely related to *S. Commersonii* Dun.

In addition, I have omitted one or two new species closely related to *S. Commersonii* Dun., which were only recently received and have not been fully studied.

The first species here described (see Latin text), *Solanum Looseri*

Juz., is one of the comparatively few in this section which do not bear any tubers and which have been placed by me in a special group, *Etuberosa*. *S. Looseri* (named in honor of my friend, Dr. G. Looser, of Santjago, Chile, who discovered this species) very closely resembles *S. etuberosum* Lindl. apparently constituting one of its races. Besides this species, we have under cultivation two other representatives of this group — *S. brevidens* Phil. and *S. fernandezianum* Phil., the seeds of which I collected in Chile. The diploid chromosome number of these two species, as well as of *S. Looseri*, is 24. The fact that they are entirely unable to form tubers may be considered definitely established.

The second species described, belonging to the group *Tuberosa* and named (in honor of N. I. Vavilov, who collected it) *S. Vavilovii* Juz. and Buk. ($2n = 24$), is undoubtedly the most outstanding of all the numerous species endemic to the Pacific Coast of Peru, among which it occupies a unique place. Of all these species it may perhaps be compared only with *S. Wittmackii* Bitt., specimens of which I have not seen but from which, judging by the description, it differs considerably. The unique pubescence, consisting of very long, straight, simple hairs and numerous long pedicellate glands, and the very strong, characteristic odor emitted by the green parts of the plant in a live state, make *S. Vavilovii* Juz. and Buk. stand out distinctly from all South American species so far known. With respect to the characters mentioned, the plant somewhat resembles the Mexican *S. polyadenium* Greenm.

Next are described four species — *S. Bukasovii* Juz., *S. Abbottianum* Juz., *S. aracc-papa* Juz. and *S. catarthrum* Juz. — endemic to the Peruvian Andes and also characterized by the diploid chromosome number 24. This is also the chromosome number of several Andean species of cultivated potatoes, such as *S. ajanhuiri* Juz. and Buk., *S. goniocalyx* Juz. and Buk., *S. stenotomum* Juz. and Buk., *S. phureja* Juz. and Buk. Consequently, this whole group of wild *Tuberarium* species deserves special attention. In all four wild species mentioned the lower leaves at the base of the steam are bunched together in the form of rosettes and the calyx-lobes are less sharply acuminated than is usually the case. With respect to these characters, only *S. ajanhuiri* Juz. and Buk., of the enumerated cultivated species, is comparable to these wild species. There is no basis, however, to assume that *S. ajanhuiri* is directly derived from any of these four species.

The next two species, *S. Molinae* Juz. and *S. leptostigma* Juz., growing on the Island of Chiloé, of the coast of southern Chile, and having 48 as their diploid chromosome number, I consider the most interesting of all the species of this section so far known, on account of their significance for solving the problem of the origin of the potato. Unfortunately I visited the Island of Chiloé late in the autumn and personally did not collect the wild potatoes of this island in their natural

environment, but obtained the tubers of both species «second hand» and, moreover, not in the form of initial material but reproduced under conditions of cultivation. The locality in which the collections were originally made was given, in the case of both species, as the Indian village Cucao on the western shore of the island. According to inquiries I have made, the wild potato grows in Chiloé on the very seashore, i. e., under just such conditions as Darwin indicated for the wild potato of the Chonos Archipelago, the taxonomic position of which potato, by the way, has not yet been duly elucidated. In a previous report ([8]) a joint paper by S. M. Bukasov and myself, I already gave it as my opinion that our European potato had its origin in Chile. This is shown most clearly by the fact that all the cultivated potatoes of Mexico and the South American Andes differ more or less considerably from *S. tuberosum* L. in its narrow concept, while the cultivated potatoes of Chile are extremely similar to it botanically. I also stated in this paper that in the region of the Island of Chiloé is located the Chilean «center of varietal diversity» of the potato, and that it is in this region that one should seek its wild ancestors ([5]). It seemed natural, therefore, to see them in the form of the species *S. Molinae* Juz. and *S. leptostigma* Juz. Of these two species *S. Molinae* Juz. seems to occupy morphologically an intermediate position between *S. tuberosum* L. and the 36-chromosome *S. maglia* Schlecht., which has a more northern area of distribution. In habit it resembles more *S. maglia*; with respect to flower structure, particular shape of anthers, it resembles *S. tuberosum*. On the other hand, *S. leptostigma*, undoubtedly a wild plant, is almost identical to *S. tuberosum* in habit, but differs from it considerably as regards flower structure, having a particularly unique style and stigma. It is possible that, as a result of crossing *S. Molinae* and *S. leptostigma*, a plant may be obtained morphologically indistinguishable from *S. tuberosum* L.

After these two species the one next described *S. Herrerae* Juz., also a 48-chromosome species but growing in southern Peru, is as yet a somewhat enigmatical plant, the «spontaneousness» of which should be confirmed by observations in its habitat. If it actually proves to be a wild species and not merely an escape, we shall have come close to solving the problem of the Andean 48-chromosome, extremely polymorphous cultivated potato, bearing the name *S. andigenum* Juz. and Buk., which *S. Herrerae* Juz. very closely resembles. If the opposite is the case, the latter would have to be taken as a derivative of *S. andigenum*, just as Bitter in his time considered (in our opinion, however, quite erroneously) the Mexican *S. longipedicellatum* Bitt. as a derivative of «*S. tuberosum* L.».

After *S. Herrerae* two Peruvian species, *S. Urubambae* Juz. an *S. acroglossum* Juz., are described, of which I only succeeded in collect-

ing herbarium specimens, not having been fortunate enough to find either seed or tubers. In the Institute of Plant Industry collections of live *Tuberarium* species these two species are also lacking. Both occupy, apparently, a fairly distinct position among the species so far known in this section, and neither one has any direct bearing on the problem of the origin of the potato.

Of the next two species, found by Antipovicz in Mexico, one, *S. vallis-Mexici* Juz., is a triploid ($2n = 36$) and the other, *S. semidemissum* Juz., a pentaploid ($2n = 60$), and both apparently should be regarded as «clonal» species of hybrid origin («hybridogenic»), like *S. maglia* Schlecht. and *S. Commersonii* Dun., if they are not simple hybrids. However, before a definite decision can be made as to their taxonomic position, observations must be made in their habitat as regards their distribution and frequency of occurrence.

Next come two species — one from Peru and the other from Argentina — which are closely related to the remarkable *S. acaule* Bitt. from Bolivia and constitute, apparently, its geographical races. Being essentially to triple nomenclature as applied to geographical races, I have given both species special binomials, *S. punae* Juz. and *S. depexum* Juz. These species considerably enrich the group *Acaulia* Juz., heretofore containing only one species. The species of this group are characterized by their very considerable resistence to frost, easily withstanding a temperature of $-8°$, and, consequently, they are of exceptional interest to plant breeders. Apparently, they have played some rôle in the origin of certain frost-resistant cultivated potatoes of Peru and Bolivia, viz., *S. Juzepczukii* Bukas. ($2n = 36$) and *S. curtilobum* Juz. and Buk. ($2n = 60$), which are, presumably of hybrid origin («hybridogenic»). Both the described relatives of *S. acaule* have 48 as their diploid chromosome number.

The last six species described in this paper, Argentine species belonging to the group *Pinnatisecta* Rydb., are characterized by a star-shaped corolla. The works of Bitter revealed how richly this group was represented in Argentina. It may be expected that further collections will enrich it by many another new species. All six species have 24 as their diploid chromosome number. They apparently have no bearing on the problem of the origin of the potato. The attempts made by some investigators to prove that *S. tuberosum* L. arose from *S. Commersonii* Dun., also belonging to the group *Pinnatisecta*, were founded on an evident misunderstanding ([6]).

In the paper already cited, devoted to the problem of the origin of the potato, I stated that this problem would gain much from a subdivision of *Solanum tuberosum* (in its broad sense) into its component elements and from efforts to solve the problem of the origin of each element separately. On the other hand, I pointed out that in seeking

the «progenitors» of the cultivated potato it is natural to direct chief attention to forms encountered in a wild state within those regions where the greatest botanical diversity of species and varieties of the cultivated potato is concentrated, i. e., in the mountainous regions of Peru and Bolivia, on the one hand, and on the Island of Chiloé, on the other (5). In this paper, moreover, an attempt was made to subdivide «*S. tuberosum*» into its chief components. In the present article (in the Latin text) a number of wild species from the above-mentioned regions are described, and (in the foregoing paragraphs) some concrete indications are given — as yet only in the form of suggestions — as to the possible rôle of some of them in the origin of one or another of these components.

All these questions are treated in much greater detail in the aforementioned unpublished work of mine on the taxonomy of the potato.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. В. КВАСНИКОВ

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ЦИКОРИЯ С ПОМОЩЬЮ РЕГЕНЕРАЦИИ КАК МЕТОД УСКОРЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

...«Без новой техники можно поднять технические нормы в один-два раза не больше. Если стахановцы подняли технические нормы в пять и в шесть раз, то это значит, что они опираются целиком и полностью на новую технику».

(*Из речи товарища Сталина на Первом Всесоюзном совещании стахановцев*).

Проработанный метод вегетативного размножения цикория с помощью регенерации обеспечивает небывалый для корнеплодов коэффициент вегетативного размножения — в среднем 250 (максимальное 640). Этот метод может быть предложен как один из приемов ускоренной селекции цикория при размножении педигри и другого селекционного материала. Он обеспечивает в 5—10 раз бо́льшую эффективность в сравнении с применявшимся до последнего времени по отношению к цикорию методом Новачека и перевод селекционного процесса цикория на стахановский принцип работы.

Селекционная работа с двухлетним растением, каким является цикорий, продолжается сравнительно долго.

Исходные формы должны пройти ряд лет испытаний, после чего лучшие из них получают право называться сортом.

Исходя из требований социалистического производства, нам необходимо перестроить и весь селекционный процесс на основе стахановских методов работы.

Необходимо, как это сделали лучшие представители рабочего класса Стаханов, Бусыгин, Демченко и др., пересмотреть все наши технические нормы по отдельным приемам селекционного процесса, учитывая все новейшие данные науки и техники и используя их применительно к биологическим особенностям цикорного растения и к требованиям социалистического производства. В данной работе мы сделали попытку преодолеть одно из затруднений селекционного процесса цикория, лимитирующего его как в отношении темпа

работы, так и возможностей достаточно точной оценки селектируемого материала.

При селекционной работе с корнеплодами большое значение имеет возможность правильной оценки многочисленных потомств первоначально отобранных родоначальников (педигри).

Основной трудностью этой работы является малое количество семян этих высокоценных растений, в связи с чем размер высеваемых делянок — потомств очень незначителен, а также невозможно соблюсти требующихся точностью опыта повторностей и тем более сохранить семена лучших из них для повторного испытания и размножения.

Для увеличения урожая семян с одного посадочного элитного корнеплода селекционеры применяют в настоящее время два способа. Первый заключается в том, что маточный корнеплод разрезается по вертикали на 2, 4 и максимально на 8—10 частей, которые садятся группой, как самостоятельные семенники. В сумме все эти части дают урожай семян на 100—150% больше, нежели один неразрезанный посадочный корень.

Второй способ — способ Новачека — заключается в том, что у корнеплода при начале роста прищипывают центральную почку, в связи с чем пробуждаются многочисленные спящие пазушные почки головки. В стадии 2—3 листочков они вырезываются с небольшой частью материнского корнеплода и помещаются в разводочные ящики, откуда после укоренения пересаживаются на участок.

Такие саженцы обычно образуют в первый год жизни корнеплод с несколько уродливой ветвистой формой, и семена с них получаются на следующий год. Число таких корнеплодов в пределах одного клона колеблется обычно от 10 до 30 шт. в зависимости от условий проведения работы. При таком способе, хотя получение семян и отодвигается на 1 год, но селекционер имеет возможность получить большое количество семян с каждого изучаемого варианта, позволяющего проводить оценку с большей долей вероятности.

При соблюдении пространственной изоляции между цветущими клонами селекционер получает подавляющее большинство семян в результате самоопыления непосредственно в пределах клона, что также повышает как качество, так и быстроту селекционного процесса и компенсирует в свою очередь вынужденную затяжку срока получения семян. Вегетативное размножение педигри производится также и при необходимости длительного сохранения лучших форм, при работе на генофонах вообще и особенно при использовании гетерозисных комбинаций на фабричных полях.

Такие способы вегетативного размножения применяются главным

образом в отношении свеклы как сахарной, так и столовой. При проработке методов селекции у цикория мы в первую очередь использовали метод Новачека, причем головка корнеплода цикория, как и у свеклы, образует побеги из спящих почек в количестве 10—15 шт., которые затем ведут себя аналогично свекольным.

При наблюдении над корнеплодом цикория выявилась весьма интересная биологическая особенность. В то время как такие корнеплоды, как морковь, свекла и пр., при потере головки не в состоя-

Фиг. 1. Регенерация отрезка в корнеплодах цикория, перезимовавших в почве: *a*, *b* — регенерация нижних концов корнеплода, *c* — регенерация верхней части корнеплода после отмирания головки

нии обычно образовать новых побегов, так как не способны их регенерировать, несмотря на оптимальные условия, корнеплод цикория, лишенный головки, быстро регенерирует ее, образуя почки, а из них побеги, дающие в этом же году цветочные стебли и семена. Это явление наблюдалось нами еще весной 1929 г. в наших опытах по озимому семеноводству в Тимирязевской сельскохозяйственной академии, когда у части перезимовавших в грунте корнеплодов была уничтожена не только головка, но и верхняя часть корнеплода. Несмотря на это, большинство растений регенерировало побеги из средней части корнеплода и дало нормальные семена, качество которых в основном не отличалось от семян, полученных с обычных семенников (фиг. 1). В дальнейшем это явление регенерации отрезков корнеплода цикория было отмечено рядом агрономических работников (Кувшинов, Шкребтиенко, Клейменов), но не получило должной оценки и применения.

Наше дальнейшее изучение этой особенности корнеплода цико-

Фиг. 2. *1* — декапитированный корнеплод, яровизированный после регенерации, *2* — то же без дополнительной яровизации, *3* — способ декапитации

рия показало, что корнеплод, разрезанный вдоль на 2 или 4 части (фиг. 2 и 3) и посаженный в горизонтальном положении, образует регенеративные побеги по всей длине корнеплода, образуя их главным образом из камбиального кольца, а также из так называемой древесинной части корнеплода; коровая часть корнеплода, как правило, регенерантов не образует.

В дальнейшем при благоприятных условиях, особенно — ранней посадке и влажности почвы, эти побеги образуют стрелки, так что куст принимает канделябровидную форму (фиг. 4 и 5) с большим числом стрелок. На фиг. 6 представлена регенерация вертикальных отрезков у различных сортов цикория.

Корнеплоды, разрезанные на поперечные части независимо от того, из какой части они происходили, также образовали в наших опытах регенеративные побеги (фиг. 7). В этих опытах мы резали корнеплод цикория на поперечные сегменты

Фиг. 3. Корнеплод цикория, разрезанный на 1 см сегмента на 25—30-й день после начала опыта

в 1 и 2 см и заметной разницы в характере их последующего развития не получили.

В обоих случаях регенерировавшие сегменты при несколько запоздалой пересадке в грунт образовывали уродливые корнеплоды и незначительное количество запоздалых стрелок, преимущественно из двухсантиметровых фракций (фиг. 7). Более крупные отрезки корнеплодов цикория (остатки от уборки), которые мы находили

после их перезимовки, образовывали, как правило, не только розетку листьев, но и семенной куст, аналогично корнеплодам цикория, потерявшим головку. Это, несомненно, указывает, что яровизация отрезков, происшедшая в естественных условиях в основном, а также ранняя вегетация и увеличенная материнская часть корнеплода резко способствуют переходу регенерантов в фазу цветения и плодоношения. Это подтвердилось в опытах Николаева, поставленных под нашим руководством. В этих опытах четырехсантиметровые поперечные отрезки корнеплода цикория, независимо от места их происхождения, при раннем проращивании и своевременной посадке в грунт дали до 25% семенных кустов; то же самое наблюдалось и в последующих опытах Китаева, у которого большинство поперечно нарезанных крупных отрезков образовало семенные кусты. Аналогичное указание приводится Шкребтиенко (Рамонская опытная станция), который рекомендует поперечное деление корнеплода с целью получения семенников в тот же год.

Фиг. 4. Регенерация вертикальных отрезков корнеплода цикория с удаленной головкой: вверху $^1/_4$ часть корнеплода; внизу $^1/_2$ часть корнеплода

Фиг. 5. Образование генеративных побегов из нижних частей вертикальных отрезков корнеплода цикория

Такое поведение поперечных отрезков ставило вопрос о возможности использования у цикория (при получении семян в тот же год) не только продольной, но и поперечной резки.

Несмотря на большой биологический интерес этого способа, практически он имел мало преимуществ по сравнению с описанным выше. По нашим предварительным опытам в 1932 г. малые поперечные отрезки

в большей своей части семенников не образовали, а дали розетку листьев; образовавшиеся же семенники отличаются запоздалым цветением и созреванием и большой ценности не представляют. Что касается деления маточного корнеплода на крупные отрезки — 4—5 см, то число их и результативность не превышают производственных показателей вертикальной резки корнеплода на 4—8 частей и в ряде случаев дают более позднее созревание, ставящее под угрозу урожай семян.

Фиг. 6. Регенерация вертикальных отрезков корнеплода цикория у различных сортов.
Левый вертикальный ряд отрезка, лишенный головки, правый с наличием головок. 1-й ряд сверху сорт Магдебургский, разрезанный на 4 части; 2-й ряд сверху сорт Магдебургский, разрезанный на 2 части; 3-й ряд сверху сорт Брауншвейгский, разрезанный на 4 части; 4-й ряд сверху сорт Брауншвейгский, разрезанный на 2 части; 5-й ряд сверху сорт Брауншвейгский, разрезанный на 4 части

В связи с изучением регенерации декапитированных корнеплодов и их отрезков мы поставили дополнительный эксперимент с целью выяснить: 1) какая часть корнеплода регенерирует наиболее активно и дает наибольший процент стрелкования; 2) имеется ли принципиальное физиологическое различие в образовании регенерантами стрелок у мелкого и крупного корнеплодов (качество пластического материала); 3) как влияет размер декапитированной части корнеплода (количество пластического материала) на образование регенерантами стрелок; 4) значимость яровизации ткани корнеплода и непосредственно самих регенерантов после их возникновения для образования ими стрелок.

Материал для опыта был подготовлен следующим образом. Изучались:

1) Декапитированные корнеплоды весом 120—130 г; для контроля были взяты недекапитированные корнеплоды такого же веса.

2) Крупные декапитированные корнеплоды, аналогичные предыдущим, делились поперек на 3 части по 46 г каждая; контролем к ним служила верхняя треть недекапитированных крупных корнеплодов.

3) Декапитированные мелкие корнеплоды весом также в 46 г, как и отрезки крупного с контролем недекапитированных.

4) Оставляя у крупных корнеплодов однозначную поверхность отрастания, непосредственно под срезанной головкой, мы придавали ей различной толщины отрезок, начиная от сегмента толщиной в 1, 3, 5, 7 см и кончая полным корнеплодом, но с удаленной головкой.

Материал, подготовленный таким образом, делился на 2 части: одна из них при начале массового образования регенерантов подвергалась дополнительной яровизации при температуре 0° и + 1.5° в течение 20 суток, после чего высаживалась в грунт (фиг. 8 и 9). Другая контрольная часть материала выдерживалась в прикопанном виде при обычных (15—18°) условиях и сажалась наряду с яровизированной. Результаты этого опыта приведены в табл. 1, 2 и 3.

Из табл. 1 видно, что стрелкование декапитированных корнеплодов, при условии поздней посадки в грунт (13/VI), колеблется от 15 до 50%, давая в среднем 32—34%.

Образование стрелок происходит примерно в одинаковом количестве. Разница наблюдается в пределах возможной ошибки (как в верхних, так и в нижних частях корнеплодов).

Дополнительная яровизация декапитированных корнеплодов в течение 20 дней при температуре + 1.5° не повысила количества стрелок, хотя общее развитие яровизированных растений протекало более энергично. Особо необходимо отметить положительное действие яровизации на глазки отрезанных головок корнеплодов, давшие дружный (94.9%) выход в стрелку с энергичным развитием семенных кустов, в сравнении с неяровизированными (39% стрелкующихся растений и замедленное их развитие) (табл. 1).

Табл. 2 подтверждает предыдущие данные, показывая, что декапитированные корнеплоды образуют 33 — 53% стрелок против 73—100% у контрольных недекапитированных.

При сопоставлении регенерации отрезков одинакового веса, но различной физиологической зрелости, преимущество остается за отрезками, происходящими из более крупных материнских корнеплодов (53% против 33.3%).

В табл. 3 приводится результат поведения отрезков разного размера, но однозначной поверхности среза. Таблица особенно резко подчеркивает более сильное стрелкование крупных декапитированных корнеплодов в сравнении с мелкими отрезками (66—71% против 0—40%); что касается дополнительной яровизации отрезков, проведенной после их регенерации, то действие ее более заметно, нежели в предыдущем опыте, как в отношении числа стрелок, так и темпа их развития.

Депрессивное поведение контрольных растений в табл. 1, 2 и 3 показывает, что более ранняя закладка опыта, сжатие сроков между декапитацией и высадкой в грунт и некоторые технические

улучшения постановки опыта усилят тенденции к стрелкованию регенерантов декапитированных корнеплодов; кроме этого, необходимо также уточнить период яровизации и вопросы, связанные со световой стадией.

Повторно проведенные (1936 г.) опыты подтвердили эти предположения (табл. 3а, 3б). Регенеранты, поставленные в более нормальные условия роста и высаженные на 22 дня ранее (22/V против 13/VI), чем в предыдущем опыте, в подавляющем большинстве образовали нормальные семенные кусты, несколько отстающие по своему развитию от контрольных, полученных из верхушечной почки.

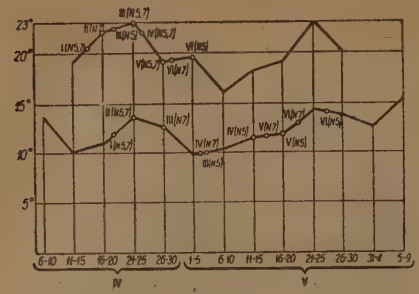
Фиг. 7. Регенерация корнеплода цикория из поперечных отрезков 30, 32 из отрезков толщиной в 2 см

Приведенные данные позволяют сделать следующие выводы.

1. Корнеплод, подвергавшийся в период зимнего хранения действию низких температур (+1.5°), проходит стадию яровизации как в точках роста (глазки головки), так и по всей ткани корнеплода.

2. Регенеранты, не подвергавшиеся действию пониженных температур, высаженные в грунт с отрезком яровизированной материнской ткани корнеплода, ведут себя, как растения, прошедшие стадию яровизации,— образуют нормальные семенные кусты и плодоносят.

3. Таковые же регенеранты, подвергнутые после их возникновения дополнительному воздействию низких температур (45 дней + 1.5°),



Фиг. 7а. Образование и ход развития регенерантов в зависимости от температуры. Название фаз развития регенерантов: *I* — начало образования каллюса, *II* — массовое образование каллюса, *III* — единичное образование зеленых ростков, *IV* — массовое образование зеленых ростков, *V* — единичное образование крупных зеленых листьев, *VI* — массовое образование крупных зеленых листьев; № 5 Силезский, № 7 Магдебургский

Фиг. 8. Типы декапитации корнеплода цикория: *а* — слева верхний и нижний отрезки по 46 г; *б* — в центре декапитированный крупный корнеплод 120—130 г; *в* — справа декапитированный мелкий корнеплод 46 г

не показали существенных отличий от регенерантов, не подвергавшихся дополнительному воздействию.

4. Причиной такого поведения регенерантов могло быть или то, что у регенерантов, происшедших из яровизированных клеток ткани корнеплода, стадия яровизации является пройденным этапом, или то, что ткань корнеплода приобрела в процессе яровизации такие биохимические особенности, которые обеспечивают непосредственно неяровизированным регенерантам нормальное прохождение световой стадии.

Фиг. 9. Декапитированные корнеплоды в момент образования регенерантов

5. Размер отрезка материнского корнеплода оказывает сильное влияние на мощность и энергию развития семенного куста регенеранта: чем больше отрезок, питающий регенерант, тем быстрее образуется семенной куст и тем энергичнее он развивается, что указывает на то, что

Таблица 1

Образование стрелок у декапитированных корнеплодов в зависимости от места среза и яровизации

Варианты декапитации	Вес отрезков корнеплодов (в г)	Время декапитации	Время высадки в грунт	Число декапитированных	Число принявшихся	Колич. растений, давших стрелки	% стрелок
Неяровизированная с нормальной головкой верхняя треть корнеплода (контроль)	46	5/V	13/VI	15	14	14	100.0
Неяровизированная декапитированная верхняя треть корнеплода	46	»	»	30	20	9	45.0
Неяровизированная декапитированная средняя треть корнеплода	46	»	»	15	13	3	23.0
Неяровизированная декапитированная нижняя треть корнеплода	46	»	»	15	14	4	28.5
Неяровизированные декапитированные все части корнеплодов	46	»	»	60	47	16	34.0
Неяровизированные головки корнеплодов	5—10	»	»	30	21	8	38.0
Яровизированная с нормальной головкой верхняя треть корнеплода (контроль)	46	»	»	15	15	15	100.0
Яровизированная декапитированная верхняя треть корня	46	»	»	30	20	8	40.0
Яровизированная декапитированная средняя треть корня	46	»	»	15	13	2	15.4
Яровизированная декапитированная нижняя треть корня	46	»	»	15	10	4	40.0
Яровизированные декапитированные все части корнеплода	46	»	»	60	43	14	32.5
Яровизированные головки корнеплодов	5—10	»	»	30	19	18	94.9

Таблица 2

Выход в стрелку декапитированных корнеплодов в зависимости от их размеров

Варианты декапитации	Вес отрезков корня (в г)	Время декапитации	Время высадки в грунт	Число декап. растений	Число принявшихся	Число вышедших в стрелку	% стрелок
Крупн. контр. недекап. корнеплоды	120—130	5/V	13/VI	30	22	16	72.2
» » декапит. »	120—130	»	»	30	20	7	35.0
Мелкие » недекап. »	46	»	»	30	28	23	82.1
» » декапит. »	46	»	»	30	18	6	33.3
Крупн. контр. недекапит. верхняя треть корня	46	»	»	30	29	29	100.0
Крупн. контр. декапит. верхняя треть корня	46	»	»	45	32	17	53.1

Таблица 3

Влияние размера отрезка корнеплода и яровизации на выход в стрелку декапитированных корнеплодов цикория

Варианты декапитации	Вес отрезков (в г)	Декапитация				Высадка в грунт				Выход декапит. растений в стрелку			Фаза цветения семенных кустов (в %)
		время декапитации	число декап. корн.	количество прижив.	% прижив.	время высадки	колич. выс. в грунт	количество прижив.	% прижив.	время ревиз.	количество растений в стрелке	% стрелкован.	
Неяровиз. целый с норм. головкой корнеплод	80	7/V	10	10	100	14/VI	10	10	100.0	—	9	90.0	25–50
Неяровиз. целый декапит. корнеплод	80	»	10	10	100	»	10	3	30.0	—	2	66.6	10—25
Неяровиз. верхний сегмент декап. корн. толщ. 1 см	—	»	10	10	100	»	10	7	70.0	—	—	0	—
То же 3 см	—	»	10	10	100	»	10	7	70.0	—	2	28.5	образов. стеблей без цветен.
» » 5 »	—	»	10	10	100	»	10	5	50.0	—	2	40.0	—
» » 7 »	—	»	10	10	100	»	10	9	90.0	—	3	33.0	10—50—75
Яровиз. целый корнеплод с норм. головкой	80	»	10	10	100	»	10	9	90.0	—	8	88.8	50—75
Яровиз. с декап. головкой	80	»	10	9	90	»	9	7	77.7	—	5	71.4	25—50
Яровиз. верхний сегмент декапит. корнепл. толщ. 1 см	—	»	10	10	100	»	10	5	50.0	—	2	40.0	образов. стеблей без цветен.
То же 3 см	—	»	10	10	100	»	10	7	70.0	—	3	42.7	10
» » 5 »	—	»	10	10	100	»	10	10	100.0	—	4	40.0	25—50
» » 7 »	—	»	10	10	100	»	10	9	90.0	—	3	33.3	

усиленное питание регенерантов ускоряет у них процесс прохождения световой стадии.

6. Семяпродуктивность регенерантов несколько снижается от верхних сегментов к нижним.

7. Для нормального прохождения регенерантами световой стадии и последующего развития семенных кустов необходимо предохранять регенеранты от подвяливания, а также производить более раннюю посадку в грунт. При несоблюдении этих условий регенеранты страдают и, в связи с нарушенным режимом почвенного питания, задерживаются в прохождении световой стадии.

Методика вегетативного размножения с помощью регенерации

Вегетативное размножение цикория путем использования пазушных почек головки, по Новачеку, а также размножение путем вертикального или горизонтального деления корнеплода на крупные отрезки нас не удовлетворило, так как даже при самых благоприятных условиях, при полном сборе семян с каждого отрезка, эти приемы ограничены и не позволяют усилить темпы размножения. Поэтому мы в своей работе решили использовать более полно выявленную нами у цикория способность к регенерации. Ввиду того, что наши предварительные данные по делению корнеплода на одно- и двухсантиметровые отрезки показали относительно малую разницу в их развитии, мы остановились на односантиметровой толщине отрезка, так как он давал больше отрезков, а следовательно, и регенерантов, получаемых из одного корнеплода.

Детально изучены сорта: Силезский, Брауншвейгский, Магдебургский и Брабантский.

В пределах каждого из них был взят ряд контрольных номеров, резко отличающихся по месту своего происхождения, с тем, чтобы при оценке того или иного сортотипа не впасть в ошибку из-за индивидуальных качеств источника. Наряду с этим были взяты два источника Брюссельского — Витлуф.

При исследовании способности отдельных форм цикория к регенерации мы применяли однообразный прием, заключающийся в том, что головка корнеплода удалялась с частью корнеплода (декапитация — обезглавливание), после чего корнеплод делился на поперечные отрезки толщиной в 1 см. Эти отрезки немедленно погружались в чистый крупнозернистый песок и дополнительно прикрывались песком сверху срезов слоем в 0.5 см. Каждый клонированный корнеплод получал очередной номер и план расположения отрезков с точным обозначением порядкового нисходящего номера каждого отрезка. Отрезки непрерывно держались в увлажненном состоянии. Температура в период клонирования колебалась в пределах 20—25°. При таком положении на поверхности сегментов быстро образовы-

Образование семенных кустов регенерантами, выращенными на материнской части корнеплода (посадка

№ вариантов	Название варианта	Вес корнеплодов (в г)	Яровизация корнеплода до декапитации	
			количество дней яровизации	температура
1	Контрольный корнеплод с головкой	150	203	+1.5°
2	Декапитированный корнеплод	150	143	+1.5°
3	» »	150	188	+1.5°
4	Контрольный корнеплод с головкой	50	203	+1.5°
5	Декапитированный корнеплод	50	143	+1.5°
6	» »	50	188	+1.5°
7	Контрольная верхняя треть крупного корнеплода с головкой	50	203	+1.5°
8	Декапитированная верхняя треть крупного корнеплода	50	143	+1.5°
9	Декапитированная средняя треть крупного корнеплода	50	143	+1.5°
10	Декапитированная нижняя треть крупного корнеплода	50	143	+1.5°
11	Декапитированная верхняя треть крупного корнеплода	50	188	+1.5°
12	Декапитированная средняя треть крупного корнеплода	50	188	+1.5°
13	Декапитированная нижняя треть крупного корнеплода	50	188	+1.5°
14	Контрольный верхний сегмент с головкой . .	10	203	+1.5°
15	Декапитированный верхний сегмент	10	143	+1.5°
16	Декапит. попер. сегм. верхней трети корнеплода яров.	10	143	+1.5°
17	Декапит. попер. сегм. средн. трети корн. яров.	10	143	+1.5°
18	» » » нижн. » » »	10	143	+1.5°
19	» » » верхн. » » неяров.	10	188	+1.5°
20	» » » средн. » » »	10	188	+1.5°
21	» » » нижн. » » »	10	188	+1.5°

Таблица 3а

корнеплода, в зависимости от яровизации регенерантов и размера материнского в грунт 22/V)

Проращивание декапитиров. корнеплода до массового появления регенерантов		Яровизация декапитиров. корнеплода с момента массового появления регенерантов		Число вариантов		% образовавшихся семенных кустов	Урожай семян с 10 посаженных растений (в г)
количество дней яровизации	температура	количество дней яровизации	температура	посажено	из них дало стрелку		
—	—	—	—	20	20	100.0	46.1
15	+ 20°	45	+ 1.5°	20	19	95.0	30.1
15	+ 20°	—	—	22	22	100.0	34.2
—	—	—	—	22	22	100.0	24.5
15	+ 20°	45	+ 1.5°	22	22	100.0	21.8
15	+ 20°	—	—	22	21	96.5	20.5
—	—	—	—	20	20	100.0	24.4
15	+ 20°	45	+ 1.5°	10	9	90.0	13.1
15	+ 20°	45	+ 1.5°	14	12	85.7	14.0
15	+ 20°	45	+ 1.5°	15	15	100.0	18.1
15	+ 20°	—	—	17	14	82.3	25.3
15	+ 20°	—	—	16	14	87.5	14.5
15	+ 20°	—	—	19	16	84.2	15.2
—	—	—	—	15	13	86.7	19.0
15	+ 20°	45	+ 1.5°	20	15	75.0	8.3
15	+ 20°	45	+ 1.5°				13.4
15	+ 20°	45	+ 1.5°	65	50	75.3	8.8
15	+ 20°	45	+ 1.5°				6.0
15	+ 20°	—	—				14.6
15	+ 20°	—	—	130	116	89.4	15.6
15	+ 20°	—	—				16.6

Динамика развития семенных кустов, образованных регенерантами, выращенными

Название варианта	Вес корней (в г)	Число повтор.	№ рядов	Нарастание	
				25/VI	30/VI
Контрольный корнеплод с головкой . . .	150	2	2.37	54.0	68.7
Декапит. корнеплод яров.	150	2	3.38	21.2	46.3
» » неяров.	150	2	4.39	15.4	38.4
Контрольный корнеплод с головкой . . .	50	2	7.42	61.4	89.2
Декапит. корнеплод яров.	50	2	5.40	19.9	42.6
» » неяров.	50	2	6.41	13.2	32.2
Контр. верхн. треть корн. с гол.	50	2	14.49	48.8	72.6
Верхняя треть корн. декап. яров.	50	1	3.8	3.80	21.0
Средняя » » » »	50	2	9.44	11.6	25.8
Нижняя » » » »	50	2	10.45	7.3	17.2
Верхняя » » » неяров. . . .	50	2	11.46	8.6	23.7
Средняя » » » » . . .	50	2	12.47	5.0	13.7
Нижняя » » » » . . .	50	2	13.48	4.3	17.4
Контр. верхн. сегмент 1 см с гол. . . .	10	2	—	15.4	37.6
Верхн. сегм. 1 см от яров. декапит. корнепл. (отрезан перед посадкой) . .	10	2	—	1.2	9.4
Верхние 1—3 см сегм. от декапит. корнеплод. 1 см яров.	10	2	—	2.0	6.9
Средние 4—6 сегменты от декапит. корнеплод. 1 см яров.	10	2	—	—	1.8
Нижние 7—9 сегменты от декапит. корнеплод. 1 см яров.	10	2	—	0.6	1.7
Верхние 1—3 сегменты от декапит. корнеплод. 1 см неяров.	10	2	—	4.3	16.1
Средние 4—6 сегменты от декапит. корнеплод. 1 см неяров.	10	2	—	1.4	11.4
Нижние 7—9 сегменты от декапит. корнеплод. 1 см неяров.	10	2	—	2.6	8.3

Таблица 36

на материнской части корнеплода (посадка в грунт 22/V)

длины стеблей семенников (в см)					Время наступления фаз цветения семенников (в днях)			Время наступления фаз созревания семенников (в днях)		
5/VII	10/VII	15/VII	20/VII	25/VII	начало цветен. куст. 10%	50%	100%	25%	50%	100%
90.3	99.6	106.5	109.3	—	52	60	65	78	88	91
74.2	88.7	100.4	106.5	—	60	66	71	80	87	91
72.5	88.2	104.6	110.9	—	59	65	72	80	86	—
108.1	112.0	121.4	123.1	—	53	60	65	79	85	97
71.9	84.6	96.9	103.6	—	58	64	72	80	88	—
64.9	75.8	94.8	100.6	—	60	67	76	81	88	—
85.4	96.9	104.4	107.4	—	55	60	65	79	85	—
49.8	60.5	80.6	93.3	—	67	71	77	80	85	—
43.2	56.0	70.2	78.3	—	62	70	77	87	—	—
42.1	58.1	78.0	91.2	—	61	68	75	83	—	—
37.4	56.6	70.9	91.6	—	65	73	78	85	89	—
38.1	52.3	72.1	84.2	—	64	70	78	85	—	—
41.5	58.0	74.0	83.0	—	62	70	78	87	—	—
63.8	82.8	93.8	101.3	—	59	68	73	81	88	—
34.2	50.4	68.5	79.1	—	65	73	80	85	—	—
27.9	42.6	77.8	94.7	—	68	71	81	89	—	—
13.7	25.0	41.9	57.4	74.7	75	79	86	—	—	—
10.1	19.7	39.5	55.6	77.4	78	85	92	—	—	—
38.3	54.5	73.8	85.0	96.2	66	73	80	87	97	
31.8	46.8	65.4	77.7	87.0	65	73	79	87	96	—
25.3	40.2	64.1	80.0	93.1	67	75	82	89	—	—

Фиг. 10. Процесс образования регенерантов в отрезках корнеплода цикория: *а* — сегменты при начале опыта, *б* — сегменты через 5 дней после закладки, *в* — сегменты через 18 дней после закладки

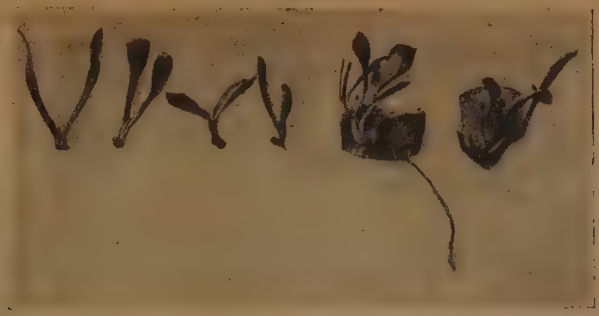
вался каллюс и через 1—1½ декады начиналось массовое появление регенерантов. Через 3 декады регенеранты имели по 2—3 листочка, после чего они вырезались из материнской части сегмента и пикировались в разводочные ящики (фиг. 10, 11, 12, 13).

В отношении способности разных сортов к регенерации (табл. 4) выяснилось, что наихудшая регенерация наблюдается у Брюссельского — Витлуф № 191 и Витлуф № 184, которые в среднем образовали на 1 клон 12.5 регенеранта, с максимальным случаем в 16.

Из корневых сортов наихудшую регенерацию дал Брабантский — 33 регенеранта на 1 клон, несколько лучшую — родственный ему Магдебургский, в среднем 43, затем Силезский 77.5 и наилучшую регенерацию дал Брауншвейгский, в среднем 99 регенерантов на 1 клон. Минимальные и максимальные числовые выражения в пределах каждого сорта в основном подтверждают это положение, причем максимальное число регенерантов на 1 клон у Брауншвейгского доходит до 196.

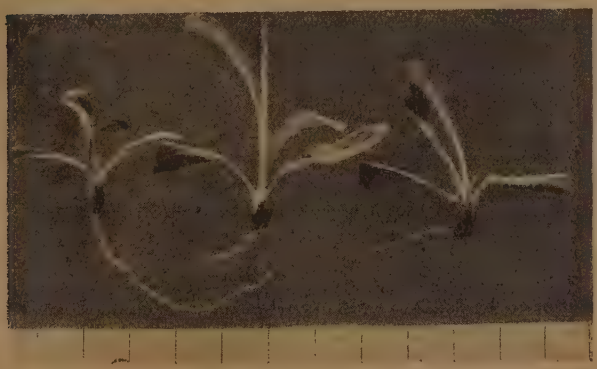
Таким образом было показано, что метод вегетативного размножения цикория путем регенерации отдельных частей корнеплода значительно эффективнее метода Новачека, тем более, что добавочно к этому головку можно размножить рекомендуемым Новачеком способом.

Пикировка регенерантов в разводочные ящики производилась



Фиг. 11. Регенеранты корнеплода цикория на 25—30-й день после закладки опыта: *а* — регенеранты, приготовленные к пикировке; *б* — отрезки корнеплода цикория перед вырезкой регенерантов

Фиг. 12. Распикированные регенеранты цикория



Фиг. 13. Начало укоренения регенерантов цикория (через 8—10 дней после пикировки)

Таблица 4

Отношение различных сортов цикория к вегетативному размножению с помощью регенерации

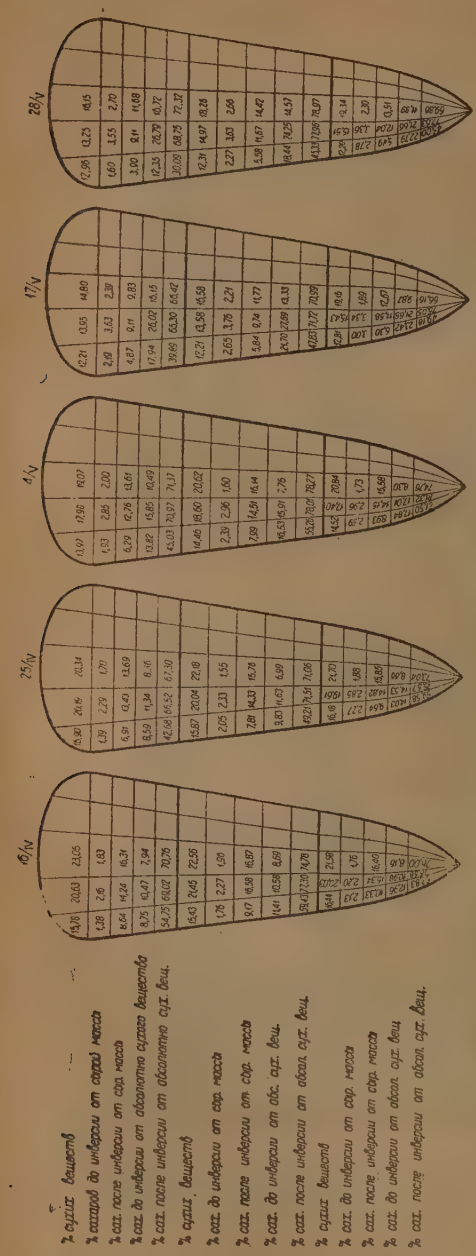
№ сорта	Название сорта	Количество клонированных растений	Образовалось регенерантов					
			из нижн. поверхн. сегм.	из верхн. поверхн. сегм.	всего	на одно растение		
						в среднем	минимум	максимум
41	Брабантский	4	27	105	132	33	22	48
184	Витлуф	2	—	105	105	52.5	51	54
191	»	2	6	19	25	12.5	9	16
3	Силезский	5	16	376	392	78	21	111
4	»	5	60	359	419	84	25	160
8	»	3	2	112	121	40	34	50
233	»	5	9	454	163	95	26	163
	Итого Силезский	18	94	1301	1395	75.5	21	163
2	Брауншвейгский	3	—	329	324	108	48	153
6	»	5	—	465	465	93	71	196
	Итого Брауншвейгский	8	—	794	794	99	48	196
7	Магдебургский	3	1	131	132	44	13	65
37	»	5	25	85	110	22	16	37
38	»	5	3	270	273	55	12	86
39	»	7	22	235	257	37	30	46
50	»	15	84	623	712	47.5	13	109
56	»	3	11	135	146	38.5	20	76
	Итого Магдебургский	33	146	1484	1630	43	12	109

нами: 1) в песок, 2) в обычную огородную почву и 3) в комбинированную почву, в которой верхний слой составлял песок — 1 см толщины, а нижний — питательный, огородная почва. Обычно наибольший выпад приходился на пикировку непосредственно в почву, несколько меньший на чистый песок, причем растения получались более слабые. В этом случае, ввиду того, что следить за ходом укоренения весьма трудно, тем более, что растения укореняются неодновременно, они сильно страдают от недостатка питания и поэтому отстают в росте по сравнению с другими способами. 3-й способ

оказался наилучшим: пикированные растения находились в слое песка, и первые же корешки, проникая в нижележащий питательный слой, немедленно дают растению нормальное питание, растения

Фиг. 14. Влияние температуры на регенерацию отрезков цикория. Ряды с сильно развитыми регенерантами на 18-й день после закладки при температуре 18—20°. Ряды с отсутствием регенерантов — контрольные клоны при температуре 10—14°

включаются в данный режим последовательно в процессе хода образования корневой системы, что значительно упрощает и улучшает дело (фиг. 16 и 17).



Фиг. 14а. Динамика движения сахаров у прорастающего корнеплода цикория

Укоренение обычно наступает через $1^1/_2$—2 декады.

Первое время после пикировки растения притеняются; лучше всего это производится стеклом, окрашенным известковым раствором.

При уходе за распикированными растениями замечено, что лучшие результаты дает умеренная, но частая поливка типа взбрызгивания, обильная же поливка ведет к массовым выпадам растений. Лучше держаться типичной для обычного цикория оптимальной влажности почвы, заключающейся, по Демиденко и Эдельштейну в 50—60% от полной влагоемкости почвы, и поддерживать высокую относительную влажность воздуха путем взбрызгивания растений и прикрывания их стеклом. Как и при регенерации, укоренение замедляется при температуре 10—12° и форсируется при 16—18°. Регенеранты, вырезаемые без материнской части корнеплода, укореняются лучше, при сохранении же «седла» зачастую происходит его загнивание и замедленное развитие новой корневой системы.

После укоренения растения высаживаются в грунт с площадью питания 50 × 20 см. При такой площади питания они быстрее развиваются и дают к осени корнеплод среднего размера. В случае неблагоприятных метеороло-

гических условий высокоценный клонированный материал высаживается в рассадники с загущенной до 30×5 см площадью питания, при которой корнеплод получается небольшой, но производящий на следующий год вполне нормальный семенной куст (фиг. 18).

Параллельно испытанию сортов цикория, в отношении их к регенерации, нами был проделан небольшой опыт по подысканию такого режима для отрезков клонированного корнеплода, который давал бы наиболее быстрый темп развития, а также и максимальное число регенерантов.

Темп образования и развития регенерантов в зависимости от температуры наглядно изображен на фиг. 7а и табл. 7. Согласно этим данным, начало образования каллюса на поверхности отрезков, при проращивании их при температуре 18—22°, наступает на 7—9-й день после резки и начала проращивания, в то время как при температуре 12° данная фаза отодвигается на 3 дня, образуясь лишь на 10—12-й день.

Соответственно этому отодвигается и массовое образование каллюса; оно происходит при повышенной температуре на 12-й день, а при пониженной на 15-й день после клонирования.

Фиг. 15. Образование регенерантов корнеплода цикория при выдержке и без разъединения и последующем покрытии их влажным мхом (через 20 дней после закладки опыта)

Фиг. 16. Состояние регенерантов цикория перед высадкой в грунт

Фиг. 17. Регенеранты цикория перед высадкой в грунт

Таблица 5

Быстрота укоренения пикированных регенерантов в зависимости от температуры

Название сорта	№ сорта	№ клона	Число клонов	Время пикировки	Укоренение	Время появл. един. кореш.	Время массов. укорен.	Число дней с мом. пикировки	
								нач. ук.	мас. ук.
Силезский	233	1—10	10	27/IV	16.5°	13/V	17/V	16	20
»	233	1—10	10	27/IV	10°	28/V	13/VI	31	37
Магдебургский . . .	7	151—60	10	3/VII	18.5°	13/VII	25/VII	10	22
» . . .	7	151—60	10	—	12.5°	28/VII	3/VIII	25	31
Брауншвейгский . .	2	20—30	10	9/VII	18.5°	20/VII	28/VIII	11	19
» . .	2	20—30	10	9/VII	13.5°	20/VII	4/VIII	11	25

Появление единичных зеленых ростков — регенерантов при 18—22° наступает на 15—16-й день и отодвигается на 8 дней в условиях температуры 10—14°.

Массовое образование зеленых ростков регенерантов при 18—22° наступает на 17—18-й день и отодвигается на 12—13 дней в условиях 10—14°. Что касается начала и массового образования крупных зеленых листочков у регенерантов, то при 18—22° они наступают на 20 и 23-й день, соответственно запаздывают при 10—14° на 18 и 22 дня. Таким образом, несмотря на то, что цикорий является относительно холодостойким растением и может расти при относительно низких температурах, регенерация его происходит значительно интенсивнее при температуре 20—22°, а по ряду других наших наблюдений еще более ускоряется при 24—26°. Конечно, при этом необходимо соблюдать соответствующую влажность как самих отрезков, так и их поверхности; подсыхание поверхности среза сказывается отрицательно.

Фиг. 18. Чистые клоны цикория, полученные методом регенерации корнеплода

При проращивании отрезков корнеплода цикория мы пытались совместить повышенную влажность среза и взаимную раздраженность двух соприкасающихся поверхностей срезов. Для этой цели разрезанный на поперечные отрезки корнеплод плотно завертывался в бумагу таким образом, чтобы отрезки прилегали друг к другу, сохраняя совместно фигуру корнеплода в целом виде, бумага тщательно увлажнялась, после чего материал запесковывался и выдерживался в таком состоянии в течение 2 суток. В изучение были введены: выдержка в течение 2 суток при высокой температуре и последующее проращивание при высокой же, выдержка в течение 2 суток при высокой температуре и последующее проращивание при пониженной, выдержка в течение 2 суток при пониженной температуре и последующее проращивание при повышенной. В виде контроля брались варианты с немедленным проращиванием после резки при соответственных температурах. В изучение введены были сорта Силезский № 5 и Магдебургский La plus riche № 7. В каждом варианте было взято по 5 контрольных клонов. Закладка опыта была проведена 7/IV и через каждую декаду повторялась. За период с 7/IV по 15/V таких серий было проведено шесть.

Таблица 6

Темп развития регенерантов в зависимости от температуры проращивания и предварительной выдержки отрезков без разъединения (в днях)

№ сортов	Название сортов	Время клонирования	Фазы развития регенерантов	Проращивание при темпер. 18—22°				Проращивание при темпер. 10—14°				
				Проращивание непоср. после резки	2-дн. выдерж. без разъедин. отрез. при 18—0°	2-дн. выдерж. без разъедин. отрез. при 10—14°	В среднем (в днях)	Проращивание непоср. после резки	2-дн. выдерж. без разъедин. отрез. при 10—14°	2-дн. выдерж. без разъедин. отрез. при 18—0°	В среднем (в днях)	Отставание фаз развития при 10—14° (в дн.)
5	Силезский	9/IV— 5/V	Масс. обр. зеленых ростков	19	20	22	20.3	32	34.0	32.0	32.8	12.5
7	Магдебургский . .	7/IV—13/V		19	20	19	19.3	35	33.0	32.0	33.3	14.0
5	Силезский	9/IV—15/V	Масс. обр. крупных ростков	27	27	30	28.0	44	45.0	44.0	44.3	16.3
7	Магдебургский . .	7/IV—13/V		29	31	30	30·0	47	44.5	43.6	44.4	14.4

В табл. 6 приведены средние показатели изученных вариантов. Эта таблица, подтверждая общую тенденцию более интенсивного развития регенерантов при повышенных температурах, не дает достаточно доказательной разницы между изучаемыми вариантами. Необходимо все же отметить, что предварительная выдержка отрезков корнеплодов в соединенном положении дает некоторые положи-

тельные сдвиги у вариантов с последующим проращиванием при пониженной температуре.

С момента повышения температуры в корнеплоде цикория начинаются усиленные физиологические процессы, увеличивается активность ряда ферментов и инактивные формы углеводов переходят в более подвижные и активные формы, которые начинают перемещаться по тканям корнеплода. Исходя из того, что в связи с этим, возможно, будет изменяться и способность клеток к регенерации, мы заложили опыт так, что клонирование производилось через каждую декаду в период от 7/IV до 15/V. Корнеплоды в начале этого периода были прикопаны во влажном песке при температуре 14—16° и к концу опыта начали образовывать стрелку.

Параллельно с каждым сроком клонирования учитывались не только внешние фенологические фазы развития, но также проводился анализ ряда физиологических сдвигов внутри корнеплода, для чего каждый раз бралась средняя проба в 10 корней. Каждый корень делился на 3 поперечных части, а каждый такой отрезок разбивался по вертикали на 3 зоны: а) периферическая зона коры, б) внутренняя зона коры и в) древесинная часть корнеплода.

Такое разделение мы делаем на основании различия в анатомическом строении этих зон, а также наших предшествующих работ, показавших различное соотношение углеводов в этих зонах у корнеплода перед началом весеннего роста.

В каждой зоне мы учитывали процент сухого вещества, процент моносахаров (сахара до инверсии) и процент всех сахаров после инверсии, что дает возможность определить количество инулина. Определение сахаров проводилось как в отношении к сырой массе корнеплода, так и к абсолютно сухому веществу.

Таблица 7

Влияние температуры проращивания отрезков корнеплода цикория на быстроту образования и развития регенерантов

Название сорта	Время резки	Температура проращивания	Колич. дней до образ. каллюса		Колич. дней до образ. зелен. побегов		Колич. дней до образ. крупн. лист.	
			начало	массов.	единич.	массов.	единич.	массов.
Силезский 5	9/IV	18—22°	7	12	15	17	19	24
Магдебургский 7	7/IV	18—22°	9	12	16	18	21	22
	—	20°	8	12	15.5	17.5	20	23
Силезский 5	9/IV	10—14°	10	14	26	33	35	46
Магдебургский 7	7/IV	10—14°	12	16	21	27	41	44
	—	12°	11	15	23.5	30	38	45

Таблица 8

Влияние сроков клонирования на быстроту развития регенерантов

№ сортов	Название сортов	Название фазы развития регенерантов	Проращивание при темп. 18—22°						Проращивание при темп. 10—14°					
			Время резки 7 и 9/IV	Время резки 13—14/IV	Время резки 22—25/IV	Время резки 3 и 4/V	Время резки 13—15/V	По всем срокам (в сред.)	Время резки 7 и 9/IV	Время резки 13—14/IV	Время резки 22—25/IV	Время резки 3 и 4/V	Время резки 13—15/V	В среднем за 7/IV и 15/V
5	Силезский	Массовое образован.	19	19	24	19	20	20.3	36	34	33	32	29	32.8
7	Магдебургский . .	зеленых побегов . . .	18	19	21	18	22	19.6	28	41	34	35	27	33.3
5	Силезский	Массовое образован.	25	27	33	23	30	28.0	47	44	45	43	41	44.0
7	Магдебургский . .	крупных листьев . . .	23	26	30	33	40	30.4	41	47	44	45	45	44.4

Табл. 6 показывает, что интенсивность образования и последующего развития регенерантов не изменяется сколько-либо заметно в продолжение 4 декад, несмотря на то, что корни за этот период не только развили листовую розетку, но и начали образовывать цветочную стрелку. Количество регенерантов также колеблется в пределах возможных ошибок (табл. 8), которые в первую очередь возникали из-за несколько неоднородного хода температуры проращивания отрезков. Несомненно, что постановка регенерируемых отрезков в более строго выдержанные условия температуры и влажности позволит уточнить данный вопрос. В настоящее же время по приведенным в табл. 7 и 8 относительным данным можно сделать предварительное заключение, что использование для клонирования корней, тронувшихся в рост и даже начинающих выходить в стрелку, вполне допустимо и не снижает ни темпа развития регенерантов, ни их количества.

Особый интерес представляют собой те сдвиги, которые происходят в корнеплоде цикория с начала его роста до выхода в стрелку (табл. 9).

В начале роста сухое вещество в периферической части коры распределяется равномерно по всей длине корнеплода, составляя 15.76—16.44%. Внутренняя часть коры значительно богаче сухим веществом, которое по всей длине колеблется от 20.03 до 21.45%. Наиболее богата содержанием сухого вещества древесинная часть корнеплода, содержащая в верхней трети 23% и в нижней 21.58%.

В процессе прорастания сухое вещество снижается к моменту начала образования стрелки на 3—7%, особенно энергично (5—7%) во внутреннем слое коровой части (табл. 9).

К 28 мая содержание сухих веществ в периферии коровой части снижается до 12.2—12.96%, во внутренней части коры до 13.25—

Таблица 9

Динамика движения сухого вещества в отдельных зонах корнеплода цикория в процессе его прорастания

Части корнепл. по верт.	Части корнепл. по горизонт.	Изучаемый химическ. состав	Время взятия проб				
			16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V
Верхняя треть	Периферический слой коровой части	% сухих веществ	15.76	16.19	13.97	12.21	12.96
Средняя	То же	То же	15.43	15.87	14.46	12.21	12.31
Нижняя	» »	» »	16.44	16.18	14.52	12.81	12.30
Верхняя треть	Внутренний слой коровой части	% сухих веществ	20.63	20.19	17.98	13.95	13.25
Средняя	То же	То же	21.45	20.04	18.60	13.58	14.97
Нижняя	» »	» »	20.03	19.61	17.40	15.43	15.51
Верхняя треть	Древесинная часть	% сухих веществ	23.05	20.34	19.07	14.80	16.15
Средняя	То же	То же	22.56	22.18	20.62	16.58	18.26
Нижняя	» »	» »	21.58	21.70	20.84	19.15	19.34

15.57% и в древесинной части до 16.15—19.34%, сохраняя, таким образом, свои соотношения в горизонтальном направлении и подчеркивая большую концентрацию сухих веществ в нижних частях корнеплода.

Количество моносахаров в начале роста в периферической части значительно ниже, нежели в остальных зонах, причем периферия нижней части корнеплода содержит их в большем количестве, нежели в средней и верхней. При прорастании и дальнейшем росте количество моносахаров в периферической части коры несколько повышается.

Во внутренних слоях коровой части корнеплода моносахаров содержится более, нежели во всех остальных частях, причем в начале прорастания моносахарами более богата нижняя часть внутренней зоны коры корнеплода, к началу же выхода в стрелку моносахара особенно энергично скапливаются в верхних частях.

Что касается динамики движения моносахаров в древесинной части корнеплода, то здесь она наименее заметна; содержание их по вертикали вначале одинаково и повышается при последующем развитии корнеплода, причем несколько более энергично в верхних частях (табл. 10).

Эти положения уточняются и делаются более резкими при опре-

Таблица 10

Динамика движения моносахаров в отдельных зонах корнеплода цикория в процессе его прорастания

Части корнепл. по верт.	Части корнепл. по горизонт.	Изучаемый химическ. состав	Время взятия проб				
			16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V
Верхняя треть	Периферический слой коровой части	% сахар. до инверсии от сыр. массы	1.38	1.39	1.93	2.19	1.60
Средняя	То же	То же	1.76	2.05	2.39	2.65	2.27
Нижняя	» »	» »	2.13	2.27	2.59	3.00	2.78
Верхняя треть	Внутренний слой коровой части	% сахар. до инверсии от сыр. массы	2.16	2.29	2.85	3.63	3.55
Средняя	То же	То же	2.27	2.33	2.96	3.76	3.63
Нижняя	» »	» »	2.20	2.85	2.96	3.34	3.36
Верхняя треть	Древесинная часть	% сахар. до инверсии от сыр. массы	1.83	1.70	2.00	2.39	2.70
Средняя	То же	То же	1.96	1.55	1.60	2.21	2.66
Нижняя	» »	» »	1.76	1.88	1.73	1.89	2.30

делении процента моносахаров в отношении к общему балансу сухого вещества (табл. 11). Так, в средней трети корнеплода через 40 дней прорастания они доходят с 8—10 до 21.65—21.79% от общего содержания сухого вещества. Такая концентрация моносахаров в клетках, окружающих камбиальное кольцо, несомненно, должна стимулировать рост клеток, а следовательно, и их регенерацию, чего, к сожалению, условия данного опыта не позволили выявить. Все же, несмотря на понижение общей суммы сахаров (табл. 12) и значительно худшие внешние условия для клонирования в более поздние сроки, интенсивность образования регенерантов не снизилась, и это в первую очередь можно отнести за счет компенсации их моносахарами.

Можно полагать, что форсирование внутренних процессов, переводящих инактивные формы углеводов в более активные, с концентрацией их вокруг делящихся камбиальных клеток, проведенное в максимально сжатые сроки, даст необходимый эффект и приведет к еще более энергичному образованию регенерантов как в отношении их количества, так и силы их роста.

Таблица 11

Динамика движения моносахаров в отдельных зонах корнеплода цикория в процессе его прорастания по отношению к абсолютно сухому веществу

Части корнепл. по верт.	Части корнепл. по горизонт.	Изучаемый химическ. состав	Время взятия проб				
			16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V
Верхняя треть	Периферический слой коровой части	% сахар. до инверсии от абсол. сух. вещества	8.75	8.59	13.82	17.94	12.35
Средняя	То же	То же	11.41	12.67	16.53	21.70	18.94
Нижняя	» »	» »	12.96	14.03	17.84	23.42	22.79
Верхняя треть	Внутренний слой коровой части	% сахар. до инверсии от абсол. сух. вещества	10.47	11.34	15.85	26.02	26.97
Средняя	То же	То же	10.58	11.63	15.91	27.69	24.25
Нижняя	» »	» »	10.98	14.53	17.01	21.65	22.66
Верхняя треть	Древесинная часть	% сахар. до инверсии от абсол. сух. вещества	7.94	8.36	10.49	16.15	16.72
Средняя	То же	То же	8.69	6.99	7.76	13.33	14.57
Нижняя	» »	» »	8.16	8.66	8.30	9.87	11.39

Создать такие условия можно, помещая корнеплоды перед клонированием в условия повышенной температуры и влажности.

Изучение общего баланса осахаривающихся углеводов показывает, что периферические части коры корнеплода наименее богаты (8.64% верхняя треть корнеплода, 10.33% его нижняя треть) в сравнении с внутренней зоной коры (34.24—15.34%) и древесинной (16.31—16.40%).

В процессе прорастания общее количество осахаривания углеводов последовательно уменьшается, доходя к 28/V в периферии коровой части до 3.9, 5.88, 5.49%, во внутренней зоне коровой части до 9.11, 11.67, 12.09% и в древесине до 11.08, 14.42, 13.51%. Приведенные цифры показывают, что во всех горизонтальных зонах корнеплода общее количество осахаривающихся углеводов за изученный период сохраняет положение повышенной сахаристости нижних частей корнеплода в сравнении с вышележащими.

В табл. 13 приведены данные динамики суммы сахаров в отношении к абсолютно сухому веществу корнеплода. Эти данные в общем подтверждают изложенное и несколько более его подчеркивают.

Таблица 12

Динамика общего баланса осахаривания углеводов в отдельных зонах корнеплода цикория в процессе его прорастания

Части корнепл. по верт.	Части корнепл. по горизонт.	Изучаемый химич. состав	Время взятия проб				
			16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V
Верхняя треть	Периферич. слой коровой части	% сахар. после инверсии от сыр. массы	8.64	6.91	6.29	4.87	3.90
Средняя »			9.17	7.81	7.99	5.84	5.58
Нижняя »			10.33	9.64	8.93	6.30	5.49
Верхняя треть	Внутренний слой коровой части		14.24	13.43	12.76	9.11	9.11
Средняя »			16.58	14.33	14.51	9.74	11.67
Нижняя »			15.34	14.82	14.15	11.58	12.04
Верхняя треть	Древесинная часть		16.31	13.69	13.61	9.83	11.68
Средняя »			16.87	15.76	16.44	11.77	14.42
Нижняя »			16.40	15.85	15.58	12.67	13.51

Таблица 13

Динамика общего баланса осахаривающихся углеводов в отдельных зонах корнеплода цикория в процессе его прорастания по отношению к абсолютно сухому веществу

Части корнепл. по верт.	Части корнепл. по горизонт.	Изучаемый химич. состав	Время взятия проб				
			16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V
Верхняя треть	Периферич. слой коровой части	% сахар. после инверсии от абс. сух. вещества	54.75	42.68	45.03	38.89	30.09
Средняя »			59.43	49.21	55.26	47.83	45.33
Нижняя »			62.83	59.58	61.50	49.18	45.00
Верхняя треть	Внутренний слой коровой части		69.02	66.52	70.97	65.30	68.75
Средняя »			77.30	71.51	78.01	71.72	77.90
Нижняя »			76.58	75.04	81.32	75.05	77.63
Верхняя треть	Древесинная часть		70.76	67.30	71.37	66.42	72.32
Средняя »			74.78	71.06	78.27	70.99	78.97
Нижняя »			76.00	73.04	74.76	66.10	69.86

Таким образом некоторое приближение нас к пониманию внутренних сдвигов, происходящих как внутри корнеплода в процессе его прорастания и возможность их регулировки изменением режима температуры и влажности, так и у отрезков в процессе их проращивания, позволяет нам подходить более сознательно к методике клонирования корнеплода цикория с помощью регенерации.

Исходя из этого опыта и экспериментов с другими корнеплодами,

Таблица 14

Движение осахаривающихся углеводов в корнеплодах цикория, бравшихся в подекадное клонирование методом регенерации

Исследуемая часть корнепл.	Химический состав	Периферический слой коровой части корнеплода					Внутренний слой коровой части корнеплода					Древесинная часть корнеплода				
		16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V	16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V	16/IV	25/IV	4/V	17/V	28/V
Верхняя треть	% сухих веществ . . .	15.78	16.19	13.97	12.21	12.96	20.63	20.19	17.98	13.95	13.25	23.05	20.34	19.07	14.80	16.15
	% сахаров до инверсии на сыр. массу	1.38	1.39	1.93	2.19	1.60	2.16	2.29	2.85	3.63	3.55	1.83	1.70	2.00	2.39	2.70
	% сахаров после того же	8.64	6.91	6.29	4.87	3.90	14.24	13.43	12.76	9.11	9.11	16.31	13.69	13.61	9.83	11.68
	% сахаров до инверсии на сух. массу	8.75	8.59	13.82	17.94	12.35	10.47	11.33	15.85	26.02	26.79	7.94	8.36	10.49	16.15	16.72
	% сахаров после того же	54.75	42.68	45.03	39.89	30.09	69.02	66.52	70.97	65.30	68.75	70.76	67.30	71.37	66.42	72.32
Средняя треть	% сухих веществ . . .	15.43	15.87	14.46	12.21	12.31	21.45	20.04	18.60	13.58	14.97	22.56	22.18	20.62	16.58	18.26
	% сахаров до инверсии на сыр. массу	1.76	2.05	2.39	2.65	2.27	2.27	2.33	2.96	3.76	3.63	1.96	1.55	1.60	2.21	2.66
	% сахаров после того же	9.17	7.81	7.99	5.84	5.58	16.58	14.33	14.51	9.74	11.67	16.87	15.75	16.44	11.77	14.42
	% сахаров до инверсии на сух. массу	11.41	12.67	16.53	21.70	18.44	10.58	11.63	15.91	27.69	24.25	8.69	6.99	7.66	13.33	14.57
	% сахаров после того же	59.43	49.21	55.26	47.83	45.33	77.30	71.51	78.01	71.72	77.96	74.78	71.06	78.27	70.99	78.97
Нижняя треть	% сухих веществ . .	16.44	16.18	14.52	12.81	12.20	20.03	19.61	17.40	15.43	15.51	21.58	21.70	20.84	19.15	19.34
	% сахаров до инверсии от сыр. массы	2.13	2.27	2.59	3.00	2.78	2.20	2.85	2.96	3.34	3.36	1.76	1.88	1.73	1.89	2.30
	% сахаров после того же	10.33	9.64	8.93	6.30	5.49	15.34	14.82	14.15	11.58	12.04	16.40	15.85	15.58	12.67	13.51
	% сахаров до инверсии от абс. сух. вещества	12.96	14.03	17.84	23.42	22.79	10.98	14.53	17.01	21.65	21.66	8.16	8.66	8.30	9.87	11.89
	% сахаров после того же	62.83	59.58	61.50	49.18	45.00	76.58	75.04	81.32	75.05	77.63	76.00	73.04	74.76	66.16	69.86

мы остановились на предварительном выдерживании корнеплода перед клонированием в течение ряда дней во влажной прикопке при температуре 20—25° и создании вокруг срезов корнеплодов, особенно в первый период после резки, стационарной влажной среды; для этого предварительно тронувшиеся в рост корнеплоды после поперечной резки оставлялись в течение 2 суток без разъединения во влажном песке, после чего, помимо тонкого слоя песка (0.5 см), они покрывались слоем мха в 3 см с постоянным его увлажнением при температуре 25°.

Таблица 15

Влияние типа предварительного выдерживания при разных температурах и последующего увлажнения проращиваемых отрезков корнеплода цикория на образование регенеративных побегов

№ сортов	Название сорта	Состояние клонируем. корнепл. перед резкой	Тип увлажнения проращ. отрезков корнепл.	Число клонированных растений	Общее число отрезков корнеплода	Общее число получ. регенер. растений	Колич. регенер., получ. на 1 клон. раст.			Колич. регенер., получ. из 1 отрезка			
							в среднем на 1 раст.	минимум	максимум	в среднем на 1 раст.	минимум	максимум	продолж. период. от мом. резкидо начала реген. (в днях)
8	Силезский ориг. Метте	Взяты непосредств. из хранилища при температуре 3—5°	Покрыт. отрезк. слоем песка 0.5 см и обычн. поливка водой	3	25	121	40.0	34	50	4.9	2	15	30
8	Силезский ориг. Метте	Выдержаны во влажн. прикопке при температуре 20—25°	Покрыт. отрезк. с добавл. прикрытия влажным мхом	10	58	2539	253.9	45	641	43.9	8	230	20
8, 235, 4	Все силезские сорта в целом	Взяты непосредств. из хранилища при температуре 3—5°	Покрыт. отрезк. слоем песка 0.5 см и обычн. поливка водой	18	193	1395	77.5	21	163	7.2	1	29	30

При этом режиме, наряду с непрерывно поддерживаемой влажностью, поверхностные слои срезов получали нормальную аэрацию. Из табл. 15 видно, что данный вариант оказался весьма действительным, дав в среднем на каждый клон 253.9 регенеранта против 40 регенерантов у контроля того же сорта и 77.5% у всех образцов этого сорта в среднем (табл. 5, фиг. 15).

Если на 1 отрезок контрольных образцов приходится в среднем от 4.9 до 7.2 регенеранта, то при улучшенном способе число их доходит в среднем до 43.9.

Максимальное количество на один сегмент при данном способе доходит до 230 регенерантов, а на

целый клон до 641, что во много раз превышает коэффициент размножения обычным способом. Образование регенерантов идет значительно интенсивнее во времени, так, что они готовы к пикировке на 10 дней раньше, нежели при обычном способе. Таким образом способ вегетативного размножения высокоценных педигри цикория методом регенерации из отдельных отрезков корнеплода получает твердую основу как с принципиальной стороны возможности такого размножения, так и с технической, обеспечивающих вместе небывалый для культурных корнеплодов коэффициент размножения (в среднем 253.9 и максимально 641). Этот метод может быть рекомендован как один из приемов ускоренной селекции цикория, обеспечивающий эффективность, в 5—10 раз большую по сравнению с применявшимся до последнего времени по отношению к цикорию методом Новачека.

Более глубокий просмотр процесса регенерации при втором методе клонирования обнаруживает несколько больший процент гибели клонированных отрезков корнеплода, что заставляет несколько настораживаться в отношении его оптимальности (табл. 16).

Таблица 16

Влияние типа увлажнения проращиваемых отрезков корнеплода цикория на процент их гибели

№ сортов	Название сорта	Тип увлажнения проращиваемых отрезков корнеплодов	Общее число отрезков корнепл.	Число погибших отрезков		Общее количество регенер.	Колич. рег. на 1 вал. отр.	Колич. рег. на 1 жив. отр.	Срок от мом. закладки опыта до нач. пик. рег. (в днях)
				Абс. выр.	%				
8	Силезский	Покрыт. отрезк. слоем песка 0.5 см и обычн. поливка водой	25	2	8.0	121	4.9	5.3	30
8	Силезский	То же с добавл. покрыт. влажн. мхом и выдерж. отрезк. корнепл. без разъедин. в течение 1 суток	58	12	20.7	2539	43.9	55.2	20
8, 3, 4	Все силезские сорта	Покрыт. отрезк. слоем песка 0.5 см и обычн. поливка водой	193	11	5.7	1395	7.2	7.7	30

Из табл. 16 видно, что гибель сегментов относится не ко всем повторным клонам, а в основном — к двум, где произошла гибель почти всех сегментов в начальный период их закладки; это указывает на то, что эти исходные корни были недоброкачественными и не

годились не только как опытный материал, но и для обычного клонирования или непосредственной посадки. В остальных клонах коэффициент размножения не падал ниже 124 и держался устойчиво на высоком уровне около своего среднего (253), подтверждая устойчивость вегетативного размножения при данном методе.

Несомненно, принятие ряда профилактических мер в виде тщательного промывания клонированных корнеплодов и дезинфекции их перед резкой слабым раствором формалина (0.0005%), а также дезинфекция ланцета, которым производятся срезы, и ряд других профилактических мероприятий,— все это будет придавать работе еще большую стационарность и устойчивость.

Отдельным вопросом нашего исследования было выяснение хода образования регенерантов в зависимости от местоположения сегмента и среза.

Из табл. 20 видно, что нижняя поверхность срезов весьма редко образует регенеранты, а если и образует, то в небольшом количестве. Отдельные сорта совершенно не образуют регенерантов на нижней стороне среза. При перевертывании сегментов верхней поверхностью вниз образование регенерантов идет в том же порядке, независимо от положения в разводочном ящике; при этом образуются многочисленные этиолированные побеги, изгибающиеся кверху; нижняя же поверхность среза увеличивает число регенерантов в редких случаях и в незначительных размерах (фиг. 19, табл. 17, 18).

Таблица 17

Образование регенерантов из отрезков корнеплода цикория при условиях равномерного увлажнения их с помощью мха с предварительной выдержкой их без разъединения в течение двух суток

№ по каталогу	Название сорта	Расположение сегментов сверху вниз № клонов	Число регенерантов, образованных каждым отрезком корнеплода, начиная с верхнего							Всего регенер. в каждом клоне
			1	2	3	4	5	6	7	
8	Силезский	1	154	230	156	45	31	25	—	641
8		2	14	67	—	18	4	13	8	124
8		3	103	—	72	44	38	20	—	277
8		4	57	89	38	20	19	17	—	240
8		5	36	37	37	40	39	28	—	222
8		6	78	74	20	78	44	—	—	294
8		7	38	90	78	47	—	—	—	253
8		8	59	63	69	45	42	—	—	268
8		9	43	132	—	—	—	—	—	175 [1]
8		10	45	—	—	—	—	—	—	45 [1]
	Средн. на 1 отрезок	—	62.7	78.2	47.0	34.6	21.7	14.7	8.0	253.9
	Средн. на 1 клон . .	—	—	—	—	—	—	—	—	253.9

[1] Гибель за счет недоброкачественного опытного материала: растения выпали в 1 декаду.

Таблица 18

Интенсивность процесса образования и последовательного развития регенерантов при проращивании сегментов в перевернутом состоянии

№ сорта	Число контр. клонов	Время резки	Время выдержки без разъедин.	Тип проращивания	Поверхность среза	Нач. образ. каллюса	Масс. образ. каллюса	Един. образ. рег.	Масс. образ. рег.	Един. образ. листьев	Масс. образ. листьев	Число дней с момента резки: нач. образ. каллюса	масс. образ. каллюса	един. образ. рег.	масс. образ. рег.	един. образ. листьев	масс. образ. листьев
2	5	16/IV	16—19/IV	Норм.	Верхн.	2/IV	28/IV	6/V	8/V	14/V	18/V	6	12	20	22	28	32
2	5	16/IV	16—19/IV	Перев. сост.	Верхн.	2/IV	28/IV	6/V	9/V	13/V	17/V	6	12	20	23	28	31
2	5	16/IV	16—19/IV	Перев. сост.	Нижн.	2/IV	28/IV	5/V	8/V	13/V	17/V	6	12	19	22	27	31
2	5	16/IV	16—22/IV	Норм.	Верхн.	26/IV	28/IV	6/V	7/V	13/V	16/V	10	12	20	21	27	30
2	5	16/IV	16—22/IV	Перев. сост.	Верхн.	26/IV	28/IV	6/V	7/V	9/V	14/V	10	12	20	21	23	28
2	5	16/IV	16—22/IV	Перев. сост.	Нижн.	26/IV	28/IV	5/V	7/V	8/V	13/V	10	12	19	21	22	27
2	5	16/IV	16—22/IV	Норм.	Верхн.	26/IV	28/IV	6/V	10/V	13/V	16/V	10	12	20	24	27	30
2	5	16/IV	16—22/IV	Перев. сост.	Верхн.	26/IV	28/IV	6/V	10/V	15/V	18/V	10	12	20	24	29	32
2	5	16/IV	16—22/IV	Перев. сост.	Нижн.	26/IV	28/IV	5/V	8/V	14/V	17/V	10	12	19	22	27	31

Влияние местоположения сегментов в корнеплоде выражается в несколько замедленном образовании и развитии регенерантов на нижних сегментах в сравнении с верхними ярусами, а также в уменьшенном их количестве.

Наиболее быстро образуется каллюс и формируются регенеранты в первых после головки сегментах; в них образуется и наибольшее число регенерантов. По мере продвижения сегментов к нижнему концу число их постепенно убывает. Означенное явление происходит как в результате меньшего количества пластических материалов в нижележащих более мелких сегментах, так и, несомненно, вследствие меньшей физиологической зрелости нижнего конца корнеплода. Влияние неполной физиологической зрелости корнеплода нами наблюдалось на регенерации молодых корнеплодов, где она происходит значительно медленнее по фазам развития, давая меньшее количество регенерантов.

Положительное разрешение вопроса ускоренного размножения элитного материала цикория с помощью предлагаемого нами метода

регенерации является конкретным примером возможности освоения стахановского принципа работы в селекционном процессе. Разработанный нами метод вегетативного размножения ставит на реальную почву форсированное размножение педигри и лучших номеров станционной элиты. Это позволяет повысить точность оценки испытуемых

Фиг. 19. 1-й ряд сверху — проросшая верхняя поверхность среза сегментов, проращиваемая в перевернутом состоянии (массовое образование этиолированных ростков). 2-й ряд сверху — нижняя поверхность срезов у них же, обращенная при прорастании вверх (сильное образование каллюса, но единичные ростки, а также корневая система). 3-й ряд сверху — проросшая верхняя поверхность среза сегментов, проращиваемая в нормальном состоянии (массовое образование побегов). 4-й ряд сверху — нижняя поверхность срезов у них же (единичное образование этиолированных ростков)

форм и ускорить во времени процесс прохождения их по отдельным видам испытания.

Особо необходимо отметить возможность комбинированного размножения педигри, при котором с верхней части корнеплода получаются семена, нижняя же часть подвергается клонированию.

Наряду с этим открывается реальная перспектива для использования у цикория гетерозисной продуктивности, как это имеет место у кукурузы, а в последнее время выдвигается для сахарной свеклы В. Савицким (Генетическая лаборатория УНИС'а). Гетерозисная спиртопродуктивность, которая имеет место у цикория при межсортовых скрещиваниях, может быть при этом с успехом использована с помощью массовых скрещиваний чистых клонов, подобранных гетерозисных пар, что дает возможность выпустить «сорт» на поля 1-го размножения через 2—3 года вместо обычных 7—9 лет.

Таблица 19

Образование регенерантов при проращивании сегментов корнеплода в перевернутом состоянии

№ сорта	Число контр. клон.	Время резки	Срок выдержки без разъединения	Нормальное проращивание. Колич. регенерантов			Прораш. в перев. сост. Колич. регенерантов		
				верхн. срез	нижн. срез	всего	верхн. срез	нижн. срез	всего
2	5	16/IV	16—19/IV	217	1	218	—	—	—
2	5	16/IV	16—19/IV	—	—	—	89	10	99
2	5	16/IV	16—22/IV	252	14	266	—	—	—
2	5	16/IV	16—22/IV	—	—	—	24	14	38
2	5	16/IV	16—25/IV	410	3	413	—	—	—
2	5	16/IV	16—25/IV	—	—	—	80	10	90

Стахановский принцип работы, рожденный лучшими представителями рабочего класса и указанный нам партией и правительством как основной и руководящий принцип и в научной работе, не дал нам права успокаиваться на достигнутых результатах. Мы считали что, научившись превращать высокоценный элитный корень в десятки и сотни корней с полным сохранением их качества, мы разрешаем вопрос только наполовину: необходимо, чтобы эти умноженные восто крат корни дали семена в тот же год.

Учет всех достижений науки и техники, касающихся биологии развития растений, показывает, что поставленная нами проблема вполне осуществима и при соответствующей проработке может быть освоена аналогично предыдущей.

Необходимо было применить к регенерантам дополнительные методы воздействия, которые ускорили бы темп их развития и давали бы семена в год регенерации, как это имеет место с яровизацией посевов цикория.

Согласно учению акад. Лысенко о стадийности, для образования генеративных побегов регенеранты, как и обычные растения, должны пройти ряд стадий, из которых наиболее изученными являются стадии яровизации и световая.

Исходя из этих положений, а также на основании конкретного изучения стадийности развития цикорного растения, проведенного при нашем участии Плотниковым и Китаевым на семенах, регенеранты должны быть поставлены в соответственные условия температуры и влажности, необходимые для прохождения стадии яровизации.

Прохождение цикорным растением стадии яровизации не решает полностью вопроса. Ряд наших наблюдений, а также наблюдения Плотникова и Китаева показывают, что цикорное растение, прошед-

шее яровизацию, попадая в неблагоприятные условия питательного и водно-воздушного режима почвы, задерживается в других стадиях и вместо образования генеративных побегов переходит на обычный замедленный темп вегетации.

Наряду с этим ряд наблюдений показывает, что одностороннее минеральное питание, как, например, азот и фосфор, внесенное совместно в увеличенных дозах, особенно при недостатке калия, стимулирует развитие генеративных побегов не только у яровизированного материала (Китаев, Малюгин), но даже и у обычных посевов цикория (Сурминский, Ветцель), калий же является «злейшим врагом» стрелкования, в лучших случаях — нейтрален. Указанное явление наблюдается и на ряде других растений, как кормовые травы, репчатый лук, сахарная свекла и т. д. (Ветцель, Чепикова, Клаус, Мюллер, Зауберлих). С другой стороны, мы знаем, что, исходя из своей биологической природы, цикорий, как и другие двулетние растения, в первый год своего развития производит и откладывает в корнеплоде запасы пластических материалов, а во второй год он использует их для образования генеративных органов и семян. Такие запасы мы можем предоставить в распоряжение элитных регенерантов путем прививки их на декапитированные корнеплоды обычного, но физиологически здорового материала и тем самым поставить регенеранты в такие условия питания, которые способствуют форсированному прохождению ими стадий развития.

Можно было бы указать еще на ряд моментов, которые необходимо учесть при решении данной проблемы, но они менее существенны.

Из приведенного видно, насколько сложны и многообразны условия режима при выращивании регенерантов, от которых зависит успех или неуспех поставленной задачи.

В связи с некоторым сужением возможностей экспериментирования мы ограничились в первых опытах постановкой двух вопросов: 1) прививки регенерантов к декапитированному корнеплоду, 2) яровизации регенерантов.

Для исследования в качестве привоя был взят сорт Брауншвейгский № 2 с разрезными листьями, в качестве подвоя сорт Силезский № 8 с цельнокрайными листьями. Различие в формах у привоя и подвоя было необходимо для облегчения контроля получаемых результатов.

В изучение были введены регенеранты верхнего, среднего и нижнего ярусов корнеплодов, а в качестве контроля глазки взяты из головки и сеянцы (фиг. 20).

Как регенеранты, так и контроль прививались к декапитированным корнеплодам одного размера (фиг. 21).

Наряду с этим был поставлен вопрос о значении размера отрезка

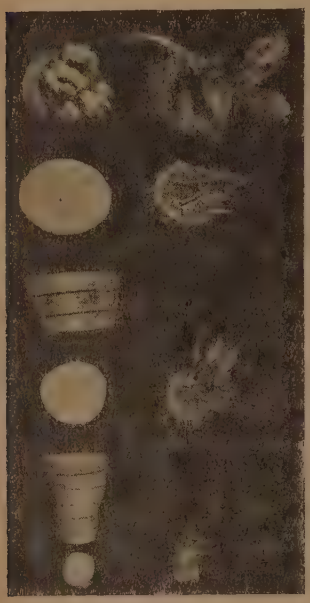
Таблица 20

Ход образования регенерантов в зависимости от местоположения сегментов и среза у различных сортов цикория

№ сортов	Название сорта	№ сегментов сверху, тип поверхн. среза	Среднее число регенерантов, образовав. из кажд. отрезка корн. нач. с верхн.											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
4	Брабантский	Верхняя поверхн.	5.75	1.50	3.0	1.50	0.75	3.0	2.25	3.5	2.0	1.50	2.0	—
		Нижняя »	0.75	1.75	0.25	1.75	0.75	0.25	0.75	—	—	0.25	—	—
184	Витлуф	Верхняя поверхн.	4.0	10.5	6.5	5.5	5.0	5.0	5.0	3.0	3.5	2.5	2.0	—
		Нижняя »	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
191	»	Верхняя поверхн.	2.5	1.5	0.5	—	1.0	2.5	0.5	0.5	2.0	—	—	—
		Нижняя »	—	—	0.5	1.0	0.5	—	—	0.5	—	—	—	—
8	Силезский	Верхняя поверхн.	2.3	10.0	4.4	7.0	6.3	1.0	2.3	2.7	—	—	—	—
		Нижняя »	—	—	1.3	0.7	—	1.0	—	—	—	—	—	—
3	»	Верхняя поверхн.	8.6	6.8	9.2	11.6	8.4	5.6	5.0	4.4	5.0	3.8	4.2	2.0
		Нижняя »	1.2	—	—	—	—	—	0.6	—	0.8	—	—	—
4	»	Верхняя поверхн.	9.6	11.6	9.7	8.2	5.4	6.6	8.6	5.4	5.0	7.0	—	—
		Нижняя »	2.6	2.2	2.8	—	1.4	—	0.8	1.2	0.4	1.5	—	—
233	»	Верхняя поверхн.	8.6	11.0	9.8	15.2	10.4	6.8	7.0	6.4	4.4	6.2	4.0	3.5
		Нижняя »	—	—	0.8	—	—	—	—	1.0	—	—	—	—

2	Брауншвейгский	Верхняя поверхн.	17.7	12.7	21.7	13.7	12.7	10.7	9.0	8.5	—	—	—
		Нижняя »	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	»	Верхняя поверхн.	2.0	13.7	13.2	21.0	12.0	12.7	11.7	5.5	5.0	7.0	7.5	—
7	Магдебургский	Верхняя поверхн.	3.7	5.3	6.7	3.0	3.0	3.3	3.3	4.7	2.4	2.3	2.8	1.6
		Нижняя »	0.6	2.0	1.0	0.1	—	—	0.2	—	0.3	—	—	—
37	»	Верхняя поверхн.	2.8	2.4	0.6	1.4	2.2	1.8	0.8	1.0	1.0	1.5	2.7	1.5
		Нижняя »	0.6	2.0	1.8	0.4	—	—	0.2	—	—	—	—	—
38	»	Верхняя поверхн.	4.4	2.2	7.6	5.6	7.0	5.0	5.2	3.4	3.0	3.0	2.3	2.5
		Нижняя »	—	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
39	»	Верхняя поверхн.	4.0	5.0	3.5	4.0	2.4	2.1	3.6	3.1	2.6	2.8	2.2	3.0
		Нижняя »	1.0	—	0.4	0.3	1.0	—	—	—	0.4	—	—	—
50	»	Верхняя поверхн.	5.6	3.0	4.7	5.3	6.1	4.8	3.6	3.8	2.8	2.6	1.2	2.0
		Нижняя »	—	1.8	1.4	1.0	0.4	0.2	—	0.4	0.4	—	0.5	—
56	»	Верхняя поверхн.	7.7	5.4	1.4	2.7	1.7	—	4.0	5.3	4.0	3.7	2.7	2.5
		Нижняя »	—	1.3	1.3	1.0	—	—	—	—	—	—	—	—
8	Силезский, поставленн. в более лучшие условия аэрации и влажности	Верхняя поверхн.	61.2	75.7	46.0	34.6	21.7	14.7	8.0	—	—	—	—	—
		Нижняя »	1.5	2.5	1.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—

подвоя, а также происхождения его из разных частей корнеплода, для чего сопоставлялись, с одной стороны: 1) декапитированный корнеплод весом в 120—130 г с декапитированным верхним отрезком весом в 46 г, взятый от аналогичного корнеплода, и 2) верхний и нижний поперечные отрезки декапитированного крупного корнеплода весом также по 46 г, как это имело место при изучении декапити-



Фиг. 20. Типы регенерантов, предназначенных к испытанию: *а* — 1-й сверху — глаз головки, *б* — 2-й сверху — регенеранты верхнего сегмента, *в*—3-й сверху — регенеранты среднего сегмента, *г* — 4-й сверху — регенеранты нижнего сегмента

Фиг. 21. Типы привоя, приготовленные к прививке: *а* — слева сеянцы, *б* — в центре регенеранты верхнего сегмента, *в* — справа глазки головки, *г* — внизу произведенная прививка в декапитированный корнеплод

рованных корнеплодов (фиг. 8). В дополнительном варианте для решения вопроса о роли, которую играет для прививки физиологическая зрелость корнеплода, был взят также и мелкий декапитированный корнеплод весом в 46 г.

Каждый проращиваемый сегмент в стадии массового образования регенерантов, до появления у них листочков, делился на 2 равные части, одна из которых проращивалась при обычных условиях температуры и влажности, другая же подвергалась яровизации при температуре + 1.5°, в течение 20 дней прикопанная во влажный песок. После 20 дней яровизации регенеранты были выдержаны несколько

дней на свету при 10—12°, после чего они вместе с контролем прививались.

Прививка производилась особым кривым ланцетом путем выреза узкой щели в камбиальном кольце декапитированного корнеплода. Регенеранты вырезались с минимальным размером материнской части, плотно вставлялись в приготовленную щель подвоя и после этого прикапывались во влажный песок и притенялись мхом.

После срастания прививки высаживались в грунт (фиг. 22).

На основании изучения поведения данного материала нами установлен факт, что прививка регенерантов в декапитированный корнеплод форсирует темпы их развития, доводя их до образования семенного куста примерно в таких же размерах, как это имеет место у регенерантов, образовавшихся у контрольных декапитированных корнеплодов (табл. 1, 2, 3).

Приведенный факт имел важное принципиальное значение, так как положительно ставил вопрос о прививке регенерантов в декапитированный корнеплод.

Фиг. 22. Декапитированные корнеплоды сорта № 8 Силезского, привитые регенерантами сорта № 2 Брауншвейгского: *а* — слева мелкий декапитированный корнеплод весом в 46 г, *б* — в центре мелкий декапитированный корнеплод весом в 120—130 г, *в* — справа верхний и нижний отрезки крупного корнеплода весом по 46 г

Из табл. 21 видно, что прививка регенерантов даже без лабораторной яровизации в более крупный подвой оказывает положительное и более сильное воздействие на увеличение количества стрелкующих регенерантов, нежели прививка в мелкий корнеплод или в мелкие части крупного корнеплода. Что касается действия отдельных вариантов подвоя, происходящих из разных частей корнеплода, то мы не смогли установить между ними принципиальной разницы.

Из табл. 22 можно вывести заключение, что: 1) регенеранты, происходящие из верхних частей корнеплода, при прививке образуют

Таблица 21

Влияние размера подвойного корнеплода и происхождения отрезков на образование прививаемыми регенерантами стрелки

Название варианта подвоя	Вес подвоя (в г)	№ привит. кл.	Прививка реген.			Высадка прив. рег. в грунт					Выход их в стрелки			Примечание
			время прив. или декапит.	колич. прив. корней	колич. принявшихся	% прививок	время посадки	колич. высадок	колич. принявшихся	% принявшихся	время ревизии	колич. стрелок	% стрелок	
Подвой крупный декапитированного корнеплода	120—130	86, 95, 96	22/V	60	38	63.3	5/VI	38	26	68.4	13/VI	16	61.5	В качестве привоя взят разрез. лист Брауншвейг. № 2, в качестве подвоя сорт Силезский № 8
Подвой мелкий декапитированного корнеплода	46	71, 76, 99	22/V	60	32	53.3	5/VI	32	15	46.8	13/VI	6	40.0	
Подвой верхний отрезок крупного декапитированного корнеплода	46	3, 7, 76, 79	22/V	60	19	31.6	5/VI	19	11	57.8	13/VI	3	27.3	
Подвой нижний отрезок декапитированного корнеплода	46	3, 76, 7, 80	22/V	60	27	45.0	5/VI	27	22	86.6	13/VI	10	45.4	

Таблица 22

Выход в стрелку привитых регенерантов цикория, происходящих из разных частей корнеплодов при условии яровизации

Название варианта прививки	№ клонов	Прививка регенерантов					Высадка в грунт			Стрелков. регенер.			Примечание
		время прививки	колич. прив. корн.	колич. принявш.	% принявш.	время посадки	колич. высажен.	колич. принявш.	% принявш.	время ревизии	колич. стрелок	% стрелок от принявш.	
Прививка неяровиз. реген. из верхнего сегмента	85, 83, 77	26/V	60	31	51.6	14/VI	31	11	35.4	20/X	5	—	В качестве привоя брали реген. рассеченнолистного Брауншв. № 2, в качестве подвоя—цельнокрайнолист. Силезский № 8
То же из среднего	85, 83, 77	26/V	60	35	58.3	14/VI	35	13	37.1	20/X	1	—	
То же из нижнего	85, 83, 77	26/V	60	39	65.0	14/VI	39	12	30.7	20/X	1	—	
Итого прив. неяровиз. из всех типов сегментов	85, 83, 77	26/V	180	105	58.3	14/VI	105	36	34.3	20/X	7	19.4	
Прививка яровиз. реген. из верхнего сегмента	85, 83, 77	27/V	60	48	80.0	14/VI	48	20	41.7	20/X	19	95.0	Яровизация рег. производ. в теч. 20 дн. при темп. +1.5° в темном помещении
То же из среднего	85, 83, 77	27/V	60	51	85.0	14/VI	51	24	47.0	20/X	20	83.3	
То же из нижнего	85, 83, 77	27/V	60	54	90.0	14/VI	54	26	48.5	20/X	18	69.0	
Итого прив. яровиз. из всех частей корня . .	85, 83, 77	27/V	180	155	86.1	14/VI	155	70	45.1	20/X	57	81.4	
Прививка неяровиз. регенерантами	73, 97, 98	27/V	—	107	—	14/VI	107	59	55.1	20/X	28	47.5	
Прививка неяровиз. глазками из головки	92, 98, 99, 93, 8	27/V	—	34	—	14/VI	34	12	35.6	20/X	5	41.5	
Прививка неяровиз. сеянцами	92, 98, 99, 93, 8	27/V	35	35	100.0	14/VI	35	21	60.0	20/X	4	10.0	

Фиг. 23. Прививка рассеченнолистного Брауншвейгского (клон 83) на цельнокрайнолистном Силезском. Слева оставлен побег регенеранта подвоя

несколько больший процент стрелкующихся растений по сравнению с нижележащими (последовательно 95, 83 и 69%); 2) яровизированные регенеранты, привитые в корнеплод, резко повышают тенденции к стрелкованию по сравнению с неяровизированными, что указывает на принципиальную важность и перспективность данного воздействия (фиг. 23); 3) прививка сеянцев показала некоторый, хотя и слабый (19%), сдвиг их в сторону образования генеративных побегов; 4) ослабленный темп развития контрольных прививок глазков головки (41.5%), а также и контрольных высадок недекапитированных растений (табл. 1, 2, 3, 22) показывает, что в обстановке эксперимента имелся ряд отрицательных моментов (поздняя высадка, подвяливание подвоя и пр.), устранение которых, несомненно, усилит как количество стрелкующихся растений всех вариантов, так и темп их развития.

Полученные данные, положительно разрешая принципиальный вопрос о возможности получения семян с регенерантов цикория в год регенерации, требовали еще дополнительной проверки и уточнения. В частности, необходимо было начинать регенерацию и яровизацию в более ранние сроки, с тем, чтобы привитые регенеранты высаживались в обычный срок высадки семенников цикория (табл. 22).

Указанное положение весьма существенно, так как дает возможность привитым регенерантам использовать своевременно

Фиг. 24. Разрез места срастания привоя с подвоем, по краям расположены привитые растения, в центре — регенерант подвоя с цельнокрайными листьями

длинный световой день. При укороченном дне нормальный корнеплод задерживает выход в стрелку, а при запоздалых сроках посадки, а также и подвяливании дает большой процент упрямцев.

При дальнейшем исследовании необходимо было также уточнить длительность стадии яровизации регенерантов, проверить действие яровизации без дальнейшей прививки, с одной стороны, и яровизацию регенерантов после прививки — с другой, что, несомненно, перспективно. Необходимо было уточнить световую стадию регенерантов как в отношении ее длительности, так и в отношении времени и техники ее проведения. Необходимо было предусмотреть также и наложение на все варианты оптимального почвенного режима и особенно усиленное удобрение их азотом и фосфором.

В развитие этих положений, для уточнения приемов культуры регенерантов, дающих возможность получить с них семена в один год, были проведены добавочные опыты.

Опыты ставили своей задачей выявить: 1) условия, необходимые регенерантам для прохождения стадий яровизации, 2) значимость сроков высадки яровизированных регенерантов в грунт для прохождения ими световой стадии, 3) значение трансплантации регенерантов в яровизированный декапитированный корнеплод и 4) значение усиленного азотно-фосфорного питания регенерантов для прохождения ими стадий развития.

Условия, необходимые регенерантам для прохождения стадии яровизации

Табл. 23 показывает, что наилучшее развитие семенных кустов происходит у регенерантов, подвергавшихся яровизации (45 дней при $+1.5^{\circ}$) на материнском корнеплоде в момент их формирования из калюса.

Регенеранты, яровизированные в фазе образования первых двух листочков, как вырезанные, так и невырезанные из материнского корнеплода несколько растягивают сроки прохождения стадий развития. Мелкие, только что прорастающие регенеранты имеют наиболее благоприятные условия для прохождения яровизации как в отношении влажности, так и наличия пластических материалов, приближаясь к положению яровизирующегося, прорастающего на эндосперме зародыша. Несомненно, что и длительное выдерживание относительно крупных растений при низкой температуре без света также ослабляет их и должно сказаться на последующем развитии.

Наряду с этим мы имеем такой факт (табл. 24), что регенеранты, не подвергавшиеся после их возникновения действию низких температур и вырезанные из материнского корнеплода, в условиях ранней

Таблица 23

Образование семенных кустов регенерантами под влиянием яровизации, усиленного азотно-фосфорного питания и трансплантации в декапитированный корнеплод (Опыт в вегетационных сосудах)

Название сорта	№ сорта и клона	В каком виде материал подвергался яровизации	Отметка о яровизации 45 дней при + 1.5°		Отметка о внесении N_3P_3		Отметка о прививке в декапитир. корнях		Число сосудов	Образовало семенной куст	
			яровизировался	не яровизировался	внесено N_3P_3	—	привито	—		шт.	%
Брауншвейгский	2 к.—11	На матер. корнепл.	+	—	+	—	—	—	6	6	100
»	2 к.—11	» » »	+	—	—	+	—	—	6	6	100
»	2 к.—11	Вырезан. из матер. корнепл.	+	—	+	—	—	—	6	6	100
»	2 к.—11	То же	+	—	—	+	—	—	6	3	50
»	2 к.—11	Контроль	—	+	+	—	—	—	4	1	25
»	2 к.—11	»	—	+	—	+	—	—	4	—	0
»	2 к.—11	На матер. корнепл.	+	—	—	—	+	—	4	4	100
»	2 к.—11	Вырезан. из матер. корнепл.	+	—	—	—	+	—	4	4	100
»	2 к.—10	На матер. корнепл.	+	—	—	—	+	—	4	4	100
»	2 к.—10	Контроль	—	+	—	—	—	—	4	1	25
»	2 декап. корня	»	—	+	—	—	—	—	4	4	100
»	2 сеянц.	Прораст. семена . .	+	—	+	—	—	—	4	1	25
»	2 »	» » . .	+	—	—	—	+	—	4	4	100
Силезский	233 к.—8	На матер. корнепл.	+	—	—	—	+	—	4	4	100
»	233 к.—9	» » »	+	—	—	—	+	—	12	12	100
»	233 к.—9	Вырезан. из матер. корнепл.	+	—	—	—	+	—	4	4	100
Магдебургский высокосахаристый	7 к.—178	На матер. корнепл.	+	—	—	—	+	—	4	4	100
»	7 к.—178	Контроль	—	+	—	—	+	—	4	4	100
»	7 сеянц.	Прораст. семена . .	+	—	—	—	+	—	4	4	100

посадки в грунт образуют стрелки и приближаются по своему поведению к яровизированным.

Такое положение можно объяснить тем, что регенеранты возникли как из яровизированных клеток камбиальной ткани, так и за счет частичного прохождения стадии яровизации в процессе их возникновения и роста на материнском корнеплоде.

Таблица 24

Образование стрелок регенерантами (не подвергавшимися действию низких температур) при ранней весенней посадке в грунт

Внесение удобрен.	Магдебургский 7 кл. 36	Магдебургский 7 кл. 178	Силезский 233 кл. 9	Силезский 233 кл. 8	Брауншвейгский 2 кл. 11
Внесен. N_3P_3	43.9%	29.7%	13.5%	5.1%	36.1%
Без удобр.	32.9%	15.0%	5.9%	0.0%	31.8%

Таблица 25

Выход в стрелку яровизированных регенерантов в зависимости от срока посадки в грунт

Название сорта	№ сорта	№ семьи и клона	Время высадки в грунт: ранняя 25/V	Время высадки в грунт: поздняя 15/VI	% выхода в стрелку	% незрелых семенных кустов: не цветущ.	% незрелых семенных кустов: начало цветения	% зрелых кустов: 10% зрел. корз.	% зрелых кустов: 25% зрел. корз.	% зрелых кустов: 50% зрел. корз.	% зрелых кустов: 75—100% зрел. корз.
Силезский	8	238 к. 5	+	—	82.35	4.47	8.82	25.0	20.6	23.5	—
»	8	238 к. 3	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—
»	8	152 к. 2	+	—	80.0	—	20.0	40.0	20.0	—	—
»	8	152 к. 1	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—
»	3	75 к. 2	+	—	82.86	5.71	11.43	20.0	40.0	5.72	—
»	3	75 к. 3	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—
»	3	22 к. 3	+	—	80.0	—	20.0	40.0	20.0	—	—
»	3	22 к. 1	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—
Брауншвейгский с цельнокрайными листьями	1	226 к. 1	+	—	100.0	—	—	43.48	56.52	—	—
	1	226 к. 2	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—
	1	248 к. 2	+	—	72.73	54.55	18.18	—	—	—	—
	1	248 к. 1	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—
Брауншвейгский с рассеченными листьями	2	33 к. 6	+	—	95.12	—	—	4.88	37.81	48.78	3.66
	2	33 к. 1	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—
Магдебургский высокосахаристый	7	743 к. 5	+	—	21.43	7.14	7.14	7.14	—	—	—
	7	743 к. 1	—	+	0.0	—	—	—	—	—	—

Значимость сроков высадки яровизированных регенерантов в грунт для прохождения ими световой стадии

Табл. 25 показывает, что регенеранты, яровизированные на материнском корнеплоде в момент их формирования, высаженные в грунт 25/V, произвели до 80—100% семенных кустов, в то же

самое время клоны, происходящие из тех же семей, но высаженные с запозданием на 20 дней (15/VI), задержались в своем развитии, световую стадию не прошли и стрелок не образовали, хотя сформировали к концу вегетации крупные корнеплоды. В данном случае весьма резко показана зависимость прохождения световой стадии от почвенного питания, нарушение которого замедляет ее и, отодвигая на более короткий световой день, не дает растениям ее закончить и перейти к плодоношению.

Несомненно, что перенесение высадки яровизированных регенерантов на еще более ранний срок даст им возможность закончить световую стадию в еще более сжатые сроки и перейти к нормальному плодоношению в тот же год.

Сорт № 7 Магдебургский высокосахаристый показал себя более длинностадийным, нежели другие сорта, поэтому он более требователен как к сроку высадки в грунт, так и к режиму почвенного питания.

Трансплантация

Поставленный в условиях вегетационных сосудов опыт показал (табл. 23), что все виды регенерантов, как яровизированные, так и неяровизированные, как короткостадийные, так и длинностадийные, при трансплантации в декапитированный яровизированный корнеплод образуют 100% семенных кустов, при этом семенные кусты образуются дружно и развиваются энергично.

Это показывает, что ткань яровизированного корнеплода действительно обладает специфическими биохимическими свойствами, которые обеспечивают трансплантированным регенерантам быстрое прохождение световой стадии и последующее стрелкование.

Усиленное азотно-фосфорное питание

Значение усиленного питания растений при прохождении ими стадий развития неоспоримо. Если растение при прохождении стадий яровизации располагает таковым (эндосперм, корнеплод), то при последующей световой стадии оно должно быть обеспечено путем соответственного почвенного питания.

Исходя из опыта с другими культурами, а также непосредственных данных по отношению к яровизированным и неяровизированным посевам цикория (Ветцель, Малюгин, Китаев), нами было применено усиленное питание яровизированных и неяровизированных регенерантов азотом и фосфором. Азот вносился в виде легко растворимой

чилийской селитры, фосфор в виде концентрированного так называемого двойного суперфосфата. Табл. 23 и 24 показывают, что как яровизированные, так и неяровизированные регенеранты под воздействием N_3P_3 выходят в стрелку в значительно большей степени (у яровизированных регенерантов до 100).

Это полностью совпадает с многочисленными данными, полученными нами при изучении влияния усиленного азотно-фосфорного питания вообще на яровизированные посевы цикория. Количество семенных кустов резко увеличивается, а темп их развития ускоряется. Таким образом усиленное азотно-фосфорное питание является дополнительным рычагом, переводящим регенеранты на однолетний цикл развития.

Комбинированное использование яровизации регенерантов в процессе их формирования из каллюса, ранней посадки в грунт и усиленного азотно-фосфорного питания с самого раннего возраста разрешает проблему получения семян с регенерантов в один год положительно и переводит ее на практическую почву. Таким образом метод вегетативного размножения цикория с помощью регенерации переводится на еще более высокую ступень и получает свое логическое завершение.

Некоторые замечания о биохимических сдвигах под влиянием усиленного азотно-фосфорного питания

Рефрактометрическое определение концентрации сухого вещества клеточного сока корнеплодов, проведенное в пределах чистых клонов, показало, что та часть клона, которая получала усиленное азотно-фосфорное питание, имеет в подавляющем большинстве случаев пониженное содержание сухих веществ в сравнении с неудобренной (табл. 26, 27). Дополнительный анализ клона 2 к.—10 показал, что снижение сухого вещества идет в основном за счет осахаривающихся углеводов. Несомненным является то, что усиленное азотно-фосфорное питание ведет к некоторому повышению содержания азотистых веществ. Проведенные нами исследования стадийности различных сортов цикория показали, что наиболее длинностадийная форма отличается и наибольшим содержанием осахаривающихся углеводов и относительно меньшим содержанием азотистых веществ. Хотя мы и не являемся сторонниками Клебса, все же полученные данные показывают, что нарушение равновесия между углеводным и азотным комплексами, свойственного физиологической системе тех или иных форм цикорного растения, в сторону уменьшения углеводов и увеличения азотистых веществ является одним из условий, хотя не определяющим, но благоприятствующим прохождению световой стадии.

Таблица 26

Влияние усиленного азотно-фосфорного питания на концентрацию сухого вещества клеточного сока корнеплодов яровизированных и неяровизированных регенерантов

Название сорта	№ сорта	№ клона	Отметка о яровизации		Отметка о внесении N_3P_3		Число повторности	Средний вес 1 корнеплода	% сухих вещ. клеточ. сока	Колич. сухих веществ на 1 корнеплод
			яровизиров.	неяровизир.	удобр. N_3P_3	неудобр.				
Магдебургский высокосахаристый	7	36	—	+	+	—	3	126.9	20.03	25.45
»	7	36	—	+	—	+	3	142.0	21.0	29.89
»	7	36	+	—	+	—	3	70.0	19.75	13.82
»	7	36	+	—	—	+	3	97.75	22.85	23.09
»	7	178	—	+	+	—	3	144.9	23.65	33.89
»	7	178	—	+	—	+	3	143.33	22.55	32.44
»	7	178	+	—	+	—	3	131.0	19.55	25.61
»	7	178	+	—	—	+	—	120.0	22.1	26.52
Силезский	233	9	—	+	+	—	3	215.0	19.28	39.24
»	233	9	—	+	—	+	3	191.3	20.36	38.94
»	233	8	—	+	+	—	3	172.16	17.7	29.41
»	233	8	—	+	—	+	3	196.0	20.56	39.73
»	233	8	+	—	+	—	—	178.0	16.73	29.79
»	233	8	+	—	—	+	—	201.0	17.05	34.54
Брауншвейгский рассеченнолистный	2	10	—	+	+	—	—	143.3	20.6	29.52
»	2	10	—	+	—	+	—	105.0	22.0	23.10
»	2	10	+	—	+	—	2	220.0	21.6	47.5
»	2	10	+	—	—	+	2	235.0	23.3	54.76

Выводы

1. Цикорий в отличие от большинства других культурных корнеплодов обладает способностью регенерации по всей длине корнеплода.

2. Регенерация происходит преимущественно в камбиальных клетках корнеплода.

3. Отрезки корнеплодов цикория, зимовавшие в грунте, несмотря на отсутствие головки, образуют семенной куст и производят семена (яровизация в естественных условиях).

4. Вертикально разрезанный корнеплод, с последующей горизонтальной посадкой, может образовывать стрелки по всей длине корнеплода.

Таблица 27

Влияние усиленного азотно-фосфорного питания на содержание осахаривающихся углеводов в корнеплодах яровизированных регенерантов (сорт Брауншвейгский № 2, клон № 10)

Состояние развития регенерантов при яровизации	В каком виде материал подвергался яровизации	Отметка о яровиз. 45 дней при темп. + 1.5°		Отметка о внесении N_3P_3		% сухих вещ. в сырой массе	% осахарив. углеводов в сырой массе		% осахарив. углеводов в абс. сухом веществе	
		яровизиров.	неяровизир.	удобр. N_3P_3	неудобрен.		до инверсии	после инверсии	до инверсии	после инверсии
Начало появления регенерантов	На матер. корнеплоде	+	—	+	—	23.94	0.70	14.80	2.92	61.83
То же . . .	То же	+	—	—	+	23.56	0.68	15.80	2.89	67.06
Появление у регенер. 2 листоч.	»	+	—	+	—	23.33	0.70	14.80	3.00	63.44
То же . . .	»	+	—	—	+	24.91	0.66	15.40	2.65	61.82
» . . .	Вырезанн. из матер. корнепл.	+	—	+	—	24.04	0.66	14.80	2.75	61.56
» . . .	То же	+	—	—	+	25.25	0.78	17.16	3.09	67.96
—	—	—	+	+	—	23.72	0.92	12.29	3.88	51.81
—	—	—	+	—	+	24.37	0.82	14.01	3.36	57.49

Получение семян с регенерантов, высаживаемых с материнским отрезком корнеплода

5. Корнеплод, подвергавшийся в период зимнего хранения действию низких температур (+1.5°), проходит стадию яровизации как в точках роста (глазки головки), так и по всей ткани корнеплода.

6. Регенеранты, не подвергавшиеся действию пониженных температур, высаженные в грунт с отрезком яровизированной материнской ткани корнеплода, ведут себя, как растения, прошедшие стадию яровизации, образуют нормальные семенные кусты и плодоносят.

7. Таковые же регенеранты, подвергнутые после их возникновения дополнительному воздействию низких температур (45 дней, +1.5°), не показали существенных отличий от регенерантов, не подвергавшихся дополнительному воздействию.

8. Причиной такого поведения регенерантов может быть то, что у регенерантов, происшедших из яровизированных клеток ткани корнеплода, стадия яровизации является пройденным этапом, а также и то, что ткань корнеплода приобрела в процессе яровизации такие биохимические особенности, которые обеспечивают непосредственно неяровизированным регенерантам нормальное прохождение световой стадии.

9. Размер отрезка материнского корнеплода оказывает сильное влияние на мощность и энергию развития семенного куста регенеранта: чем больше отрезок, питающий регенерант, тем семенной куст быстрее образуется и энергичнее развивается; следовательно, усиленное питание регенерантов ускоряет прохождение у них световой стадии.

10. Семяпродуктивность регенерантов несколько снижается от верхних сегментов к нижним.

11. Для нормального прохождения регенерантами световой стадии и последующего развития семенных кустов необходимо предохранять регенеранты от подвяливания, а также производить более раннюю посадку в грунт; при несоблюдении этих условий регенеранты страдают и, в связи с нарушенным режимом почвенного питания, задерживаются в прохождении световой стадии.

Методика вегетативного размножения с помощью регенерации

12. Регенеранты цикория, вырезанные из материнского корнеплода и пересаженные в почву, легко укореняются и развиваются аналогично сеянцам.

13. Регенеранты образуются преимущественно из верхней поверхности среза; на нижней поверхности, несмотря на энергичное образование каллюса, появление побегов единично. При проращивании отрезков в перевернутом состоянии принцип их прорастания сохраняется.

14. Низкая температура (10—12°) задерживает регенерацию, а также укоренение полученных регенерантов; повышенная (18—25°), наоборот, форсирует.

15. Обильное увлажнение пикированных регенерантов гибельно действует на них; умеренные, но регулярные взбрызгивания их дают положительные результаты.

16. Вырезка регенерантов из материнской части корнеплодов дает бóльшую приживаемость в сравнении с растениями, у которых она сохранена.

17. Регенерация протекает успешно при постоянном содержании поверхности срезов во влажном состоянии, что достигается покрытием их влажным песком на 0.5 см и слоем увлажняемого мха.

18. Укоренение регенерантов дает наилучшие результаты при пикировке их в чистый речной песок слоем в 1—1.5 см, покрывающим питательную огородную почву; таким образом пикируемые растения своими срезами находятся в чистом песке, а при укоренении, которое происходит неравномерно, немедленно включаются в нормальное питание.

19. Соблюдение указанных приемов обеспечивает для цикория небывалый у культурных корнеплодов коэффициент размножения, в среднем 253.3 (максимально 641). Этот метод может быть реко-

мендован как один из приемов ускоренной селекции цикория при размножении педигри и другого селекционного материала цикория, обеспечивающий в 5—10 раз большую эффективность по сравнению с применявшимся до последнего времени к цикорию методом Новачека, и перевода этой части селекционного процесса на стахановский принцип работы.

Получение семян в один год с регенерантов, высаживаемых без материнской части корнеплода

20. Регенеранты, не подвергавшиеся после их возникновения действию низких температур, вырезанные из материнской части корнеплода, при ранней посадке в грунт образуют некоторое количество стрелок, т. е. приближаются по своему поведению к яровизированным растениям. Такое положение можно объяснить тем, что регенеранты возникли из яровизированных клеток камбиальной ткани и при своем дальнейшем формировании использовали пластический материал из ткани корнеплода, прошедшей стадию яровизации.

21. Наилучшее развитие семенных кустов происходит у регенерантов, подвергавшихся яровизации на материнском корнеплоде в процессе их формирования из каллюса.

22. Ранний срок посадки в грунт яровизированных регенерантов способствует быстрой и наименее болезненной приживаемости, что дает возможность более нормального прохождения световой стадии и соответственно этому ускоряет плодоношение. Поздний срок высадки, особенно при неблагоприятных климатических условиях, нарушает режим почвенного питания регенерантов, что резко замедляет прохождение световой стадии и соответственно этому приостанавливает образование семенных кустов.

23. Все виды регенерантов, как «яровизированные», так и «неяровизированные», как короткостадийные, так и длинностадийные, при трансплантации в декапитированный яровизированный корнеплод образуют 100% семенных кустов. Это показывает, что ткань яровизированного корнеплода действительно обладает специфическими биохимическими свойствами, которые обеспечивают трансплантированным регенерантам быстрое прохождение световой стадии и последующее стрелкование. Данный способ может быть использован для ускоренного размножения селекционного материала.

24. Усиленное азотно-фосфорное питание яровизированных регенерантов ускоряет процесс прохождения световой стадии, в связи с чем регенеранты выходят на 100% в стрелку.

25. Получение семян с регенерантов в один год можно считать разрешенным положительно. Яровизация регенерантов в процессе их формирования из каллюса, ранняя посадка в грунт и усиленное азотно-

фосфорное питание с самого раннего возраста ставят вопрос получения семян с регенерантов в один год на практическую почву, и тем самым метод вегетативного размножения цикория с помощью регенерации получает еще большую эффективность и логическую законченность.

Биохимические процессы в прорастающем корнеплоде цикория

26. Изучение динамики движения осахаривающихся углеводов в отдельных зонах корнеплода цикория в процессе его прорастания показало следующее:

а) Сухим веществом наиболее богаты древесинная часть корнеплода и внутренняя зона коровой части, окаймляющая камбиальное кольцо. В периферической части коры оно распределяется равномерно по всей длине корнеплода, во внутренней зоне коры и древесинной части оно повышается в направлении нижнего конца. В процессе прорастания количество сухого вещества к моменту выхода в стрелку понижается на 3—7%, подчеркивая большее содержание их в нижних частях корнеплода. Наибольшие потери падают на внутреннюю зону коровой части.

б) Моносахарами наиболее богата внутренняя часть коры корнеплода, окаймляющая камбиальное кольцо. В процессе прорастания количество их резко увеличивается в этой зоне, доходя до 21.66—26.79% от абсолютно сухого вещества. Параллельно с этим во внутренних тканях корнеплода концентрация проходит несколько более энергично в верхних зонах.

в) Общее содержание осахаривающихся углеводов как в отношении распределения в начале роста, так и в процессе его прорастания до начала выхода в стрелку совпадает с поведением сухого вещества, основной частью которого оно и является.

г) Можно полагать, что форсирование внутренних процессов, переводящих инактивные формы углеводов в более активные, с концентрацией их вокруг делящихся камбиальных клеток, проведенное в максимально сжатые сроки, даст необходимый эффект и приведет к еще более энергичному образованию регенерантов как в отношении их количества, так и силы их роста.

27. Полученные данные показывают, что нарушение (под влиянием усиленного азотно-фосфорного питания) равновесия между углеводным и азотным комплексами, свойственного физиологической системе тех или иных форм цикорного растения, в сторону уменьшения углеводов и увеличения азотистых веществ является одним из условий, хотя не определяющим, но благоприятствующим прохождению световой стадии.

Институт спирта.
Москва.

Поступило
март 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Кренке, Хирургия растений.
[2] Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1935.
[3] Лысенко Т. Д. и Степаненко Ф. С., Яровизация сельскохозяйственных растений, 1935.
[4] Эдельштейн, Новое в огородничестве, 1932.
[5] Труды сортоводно-семенного управления Сахаротреста. Обзор селекционых станций.
[6] Dr. Wetzel, Der Einfluss der Düngung bei Zwibeln und Zichorien. Der Obst- u. Gemüsebau. 81 Jahrgang.
[7] Шапошников, Культура высадков сахарной свеклы, 1934.
[8] Плотников И. Г., Яровизация цикория, отчеты Сектора селекции ВНИИСП, 1932—1933.
[9] Квасников Б. В., Материалы по озимому семеноводству цикория селек. ст. ТСХА, 1928—1929.
[10] Квасников Б. В., Генетика и селекция цикория. Глава книги «Цикорий», 1935.
[11] Квасников Б. В., Материалы по вегетативному размножению цикория, 1932—1935.
[12] Квасников Б. В., Материалы по вегетативному размножению цикория, 1936.
[13] Малюгин А. А., Удобрение под семенники цикория. Книга «Цикорий», 1935.
[14] Сурминский Н., Удобрения под посевы цикория. Отчеты Сектора агрохимии ВНИИСП, 1932—1931.
[15] Шкребтиенко Т. С., Отчеты по семеноводству цикория Рамонской оп. ст. за 1931—1933 гг.
[16] Шкребтиенко Т. С., Семеноводство цикория, журнал «Семеноводство», № 17—18, 1932.
[17] Кувшинов А. И., Семеноводство цикория, 1932.
[18] Сукорцева, Получение семян огородных растений в 1-й год, журнал «Плодоовощн. хоз-во», № 11, 1931.

B. V. KWASNIKOV. LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DE LA CHICORÉE AU MOYEN DE LA RÉGÉNÉRATION DES BOUTURES DE LA RACINE

RÉSUMÉ

1) La chicorée se distingue de la plupart des autres racines par son aptitude a régénérer le long de toute la racine.

2) La régénération a lieu principalement dans les cellules du cambium de la racine.

3) Les boutures de la chicorée, qui ont hiverné en terre, produisent (nonobstant l'absence du collet) une plante porte-graines et des graines (yarovization dans des conditions naturelles).

4) La yarovization des boutures de la racine au laboratoire pendant 20 jours à une t° de 1.5° n'a point occasionné de changements brusques par rapport au développement génératif, en comparaison avec le contrôle, ce qui démontre la nécessité de fixer plus exactement le temps et les méthodes de la yarovization des régénérents au laboratoire.

5) La racine, coupée en long, et plantée ensuite horizontalement, peut produire des montées en graines le long de toute la racine.

6) Les grands fragments transversaux de la racine produisent 30—50% de montées en graines, mais avec le ralentissement de leur développement et l'augmentation de la grosseur du fragment le pour-cent des montées en graines augmente aussi, et chez les racines décapitées nous observons la floraison et formation de graines normales, ce qui prouve l'importance du régime nutritif durant les stades divers du développement.

7) Les régénérents de la chicorée, découpés dans la racine-mère, et transplantés en terre, s'enracinent facilement et se developpent d'une manière analogue aux germes.

8) Les régénérents se produisent principalement sur la surface supérieure de la coupe; sur la surface inférieure on ne peut observer qu'une formation de régénérents fortuits, nonobstant la formation énergique du callus. Quand les fragments germent dans une position inverse, le principe de leur germination ne change point.

9) Une t° basse (10—12°) ralentit la régénération de même que l'enracinement des régénérents produits; au contraire une t° haute (18—25°) l'accelère.

10) Les régénérents repiqués périssent quand on leur donne trop d'eau: il faut les arroser d'une façon modérée et régulière.

11) Les régénérents, découpés sans entailles dans la racine-mère, démontrent une vitalité plus grande en comparaison avec les plantes possédant la dite partie.

12) Le succés de la régénération dépend de la surface de la coupe restant constamment humide, c'est pourquoi il faut la recouvrir d'une couche de sable humide, d'une épaisseur de 0.5 cm et d'une couche de mousse humectée.

13) L'enracinement des régénérents aboutit à de meilleurs résultats, quand le repiquage s'effectue dans une couche de sable de rivière propre, d'une épaisseur de 1—1.5 cm, qui recouvre un terrain fertile de potager; de cette façon les coupes des plantes repiquées sont placées dans le sable, tandis que l'enracinement les amène successivement en contact avec un milieu nutritif normal.

14) La prise de ces mesures assure pour la chicorée un coéfficient de multiplication d'une hauteur extraordinaire (au moyen 253.3; maximum — 641).

Cette méthode peut être recommandée, comme une des méthodes de sélection accélérée pour la chicorée, quand la multiplication du «pedigrée» et autre matériel sélectionnaire a lieu: elle assure un effet 5—10 fois plus grand en comparaison avec la méthode Nowatschek, appliquée jusqu'au dernier temps pour la chicorée, et permet de traiter cette dernière phase du procédé de sélection selon les principes stakhanovistes.

15) Les régénérents de la chicorée, greffés sur la racine décapitée ou sur ses fragments, traversent la phase suivante de leur développement durant la première année de leur vie, et sous le rapport ils se rapprochent de la conduite des régénérents des racines décapitées.

16) Le développement plus énergique des pousses génératifs est observé chez les régénérents provenant des parties supérieures de la racine.

17) Les pousses génératifs des régénérents, greffés sur de grand fragments de la racine, se développent d'une façon plus énergique, ce qui démontre l'importance du régime nutritif pendant les phases diverses du développement.

18) La yarovization des régénérents, effectuée au laboratoire, augmente sensiblement la tendance des régénérents greffes de produire des porte-graines, ce qui démontre l'importance et le rôle futur des montées en graines.

19) Le rhytme affaibli du développement des plantes de contrôle prouve qu'une amélioration relativement simple des méthodes de traitement des régénérents (décapitation précoce, greffage, yarovization et par conséquent termes avancés de plantation) augmentera de beaucoup le pour-cent des montées en graines et accélera leur développement.

20) Les résultats du greffage et de la yarovization des régénérents par rapport à la production des graines en une seule année démontrent la possibilité théorique et le rôle futur de cette méthode. Ce problème important doit être encore étudié d'une façon plus approfondie.

21) L'étude de la dynamique du transport des carbohydrates saccharifiables dans les zones diverses de la racine de la chicorée, durant sa germination a montré que:

a) La partie ligneuse de la racine et la zone intérieure de l'écorce adjacente à la couche cambiale, sont les plus riches en matière sèche. Dans la région périférique de l'écorce, cette matière est distribuée uniformément le long de toute la racine, dans la zone intérieure de l'écorce et la partie ligneuse elle augmente vers la partie inférieure. Durant la germination, la quantité de la matière sèche augmente de 3—7% au moment de la montaison en graines accentuant de la sorte la plus grande teneur des parties inférieures de la racine en matière sèche.

Les plus grandes pertes sont observées dans la zone intérieure de l'écorce.

b) La partie intérieure de l'écorce de la racine, adjacente à la couche cambiale est la plus riche en monoglucides. Durant la germination ils augmentent brusquement dans cette zone, en atteignant 21.66—26.79% de la matière absolument sèche. En même temps dans les tissues intérieures de la racine la concentration s'effectue d'une façon plus énergique dans les zones supérieures.

c) La teneur générale en carbohydrates saccharifiables par rapport à la distribution au commencement de la croissance et durant le germination jusqu'au moment de la montaison en graines, coïncide avec la conduite de la matière sèche, dont elle forme la part principale.

d) On peut supposer, que le forçage des procédés intérieurs transformant les formes inactives des carbohydrates en formes plus actives, en les concentrant autour des cellules du cambium, pendant leur division, et accompli avec une vitesse maximale, produira un effêt nécessaire et entraînera une production encore plus énergique des régénérents, par rapport à leur quantité d'abord, et à la force de leur croissance ensuite.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ

К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ ХРОМОСОМ В СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗАХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(*Представлено академиком УАН* А. А. Сапегиным)

Исследование тонкого строения хромосом *Drosophila melanogaster* на поперечных срезах подтверждает правильность теории их строения, высказанной Кольцовым.

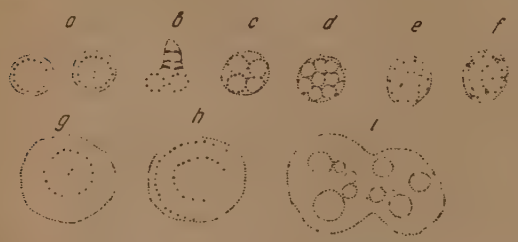
Хромосомы в слюнных железах состоят из многих перевитых между собою попарно нучков хромонем, в каждом из которых хромонемы расположены по периферии и хроматиновые структуры образуют поэтому в них кольцо. Инертные части хромосом в слюнных железах представлены короткой хромонемой с хромиолями, соответствующими, повидимому, локусам немногих генов. У *D. melanogaster* не обнаружено структурных отличий между инертными и активными частями хромосом. Наблюдаемые цитологические различия между этими районами определяются особенностями поведения хромонем инертных районов. Эти особенности зависят от свойств генов инертных районов, наличия дупликаций в пределах инертного района данной хромосомы и частичной гомологичности инертных районов негомологичных хромосом. Последнее вызывает ослабление конъюгации хромонем в данных районах и нарушение их дисковидального строения. Длинное и короткое плечи Y-хромосомы имеют в слюнных железах приблизительно одинаковое морфологическое строение. Район локуса гена bobbed или его мутантных аллеломорфов можно обнаружить в обоих плечах. Произведено подробное исследование инертного района X-хромосомы. Обнаружены факты, говорящие в пользу существования второго плеча у X- и у IV хромосомы.

За последние полгода, которые при быстроте развития современной цитогенетики дрозофилы являются уже определенным периодом, основные цитологические исследования шли в двух направлениях: 1) изучения тонкого строения хромосом в слюнных железах и 2) исследования строения инертных районов хромосом. По этим двум проблемам опубликовано значительное количество работ (Bauer, 1936; Metz, 1936; Metz and Gay, 1936; Фролова, 1936; Тиняков, 1936 и др.), но противоречивость приводимых в них данных и в особенности их интерпретаций ясно показывает, что мы еще далеки от окончательного разрешения поставленных проблем и что исследования находятся еще в стадии накопления фактического материала. Ввиду универсальности пайнтеровского метода для разре-

шения основных вопросов современной теоретической генетики правильность представления строения хромосом в ядрах клеток слюнных желез приобретает особое значение. Поэтому я решаюсь опубликовать в настоящей работе некоторые мои наблюдения над строением хромосом у *D. melanogaster*, могущие послужить дополнительным материалом при окончательном разрешении поставленных проблем.

I. Строение эухроматической части хромосом (фиг. 1)

В отношении *D. melanogaster* до последнего времени остается неразрешенным окончательно вопрос о расположении хромонем в поливалентных хромосомах ядер слюнных желез. Первоначальной гипотезе проф. Кольцова (Koltzoff, 1934), по которой хромонемы расположены параллельно одна другой по периферии хромосомы, Бриджес (Bridges, 1935) противопоставил свои данные о расположении хромонем в сложной хромосоме ядер слюнных желез в виде закрученного сплошного пучка. Гомологичные хромиоли многих хромонем, таким образом, согласно Бриджесу, образуют не кольцо, как предполагал Кольцов, но сплошной диск. Дальнейшие исследования Бауэра (Bauer, 1935) над хирономусом подтвердили предположения Бриджеса. На поперечных срезах через хроматиновые структуры хромосом он получил круглые ломтики, состоящие сплошь из очень крупных хромомер. Исследования С. Л. Фроловой (Фролова, 1936), проведенные на ряде видов дрозофилы, многие из которых имеют значительно более крупные хромосомы в слюнных железах, чем *D. melanogaster*, наоборот, подтвердили гипотезу Кольцова. По ее данным, гомологичные хромиоли в бивалентной хромосоме расположены в виде кольца из 16 хромомер по 8-ми в каждом партнере. Исследования Яссуи (Yassui, 1935) и Тинякова (1936) опровергли обе гипотезы. Именно, эти авторы утверждают, что хромосомы в слюнных железах имеют плоскую форму, так как состоят из расположенных в ряд, параллельно идущих хромонем. Гомологичные хромиоли образуют поэтому не диск и не кольцо, а линию (ряд), что хорошо



Фиг. 1. Поперечный разрез хромосомы: *a* — хромиоли расположены во вполне сконъюгированных хромосомах в виде одного кольца, *b* — при неполной конъюгации двух гомологов видны два кольца хромомер, *c*, *d* — неполная конъюгация составных пучков сложной хромосомы дает картину диска, состоящего из нескольких колец хромиолей (инертные районы хромосом), *e*, *f* — редкие случаи, когда хромиоли не образовывали кольца, *g*, *h*, *i* — разрез через хромоцентр; фиксация по Шампи; окраска по Фельгену; толщина — 1.5 μ.

видно на препаратах поперечных срезов, окрашенных гематоксилином.

Выводы Тинякова и Яссуи, повидимому, объясняются тем, что в исследованных ими хромосомах было пониженное «напряжение» (тургор), вследствие чего хромосома и казалась плоской. Подобный случай был описан Бриджесом для Х-хромосомы у самцов ХО (Бриджес, 1935). Но такая форма хромосомы не имеет никакого отношения к ее внутреннему строению. Поэтому интерпретация плоской хромосомы, как состоящей из хромонем и хромиолей, расположенных в одной плоскости, представляется мне неправильной.

Самая последняя в этой серии работа Эмменса (Emmens, 1936) подтверждает правильность выводов и Кольцова и Бриджеса.

Несомненно, наиболее убедительны данные, полученные при исследовании поперечных срезов хромосом. Поэтому я также применила ряд фиксаторов и окрасок и провела исследования препаратов срезов толщиной 1.5—2 μ. Наиболее тонкие картины я получала после фельгеновской реакции срезов хромосом, фиксированных по Шампи (фиг. 1, *a*, *b*, *c*). Во всех случаях поперечный срез через хромосому имеет форму более или менее правильного кружка. Хромиоли расположены в различных срезах по-разному. Иногда внутри среза через хромосому можно различить четыре маленьких кольца, большая же часть срезов содержит хромиоли, расположенные по периферии кружка в виде одного кольца. Это различие в расположении хромиолей на различных срезах, повидимому, зависит от стадии конъюгации хромосом. При полной конъюгации хромосом их кольцевые диски сливаются в одно кольцо, причем непосредственно в конъюгации участвуют, повидимому, в каждом кольце лишь две хромонемы каждой хромосомы, т. е. две хромиоли каждого кольца (всего четыре).

Сначала Яссуи, а затем Тиняков описали хорошо видимое строение гаплоидных хромосом в слюнных железах из двух компонентов. Таким образом после конъюгации каждая хромосома является тетравалентной. При неполной конъюгации всех четырех компонентов хроматиновая структура каждого из них будет иметь вид отдельного кольца, что мы и наблюдаем на некоторых поперечных срезах (фиг. 1, *c*). Но, вероятно, и каждый из четырех пучков диплоидной хромосомы может распадаться на более мелкие пучки, так как в некоторых случаях на поперечных срезах хромосом можно видеть кружочки, заполненные больше чем четырьмя кольцами. Хроматиновая структура в этом случае имеет вид почти сплошного диска. Хромиольное строение и этих маленьких колец кажется мне несомненным, хотя разрешающая способность микроскопа и не позволяет различить расстояний между отдельными хромиолями (фиг. 1). Такие срезы относятся главным образом к хромоцентральным районам

хромосом. На основании этих данных я прихожу к заключению, что основное расположение гомологичных хромиолей в пучке хромонем есть расположение кольцом. Хромонемы расположены по периферии пучка. Крупный пучок хромонем может состоять из более мелких, но и в каждом из них тогда наблюдается кольцевое расположение хромиолей. При полной конъюгации хромосом мы имеем одно кольцо. В перевивающихся хромосомах при неполной конъюгации будет два или четыре кольца. Хромиольные кольца при конъюгации сливаются лишь в точках их соприкосновения, т. е. в конъюгации всегда участвуют четыре хромонемы по две в каждой хромосоме. Таким образом полученные данные я могу объяснить, лишь исходя из гипотезы строения хромосом в слюнных железах, предложенной Н. К. Кольцовым.

Хромосомы в слюнных железах состоят из многих перевитых между собою попарно пучков хромонем, в каждом из которых хромонемы расположены по периферии и хроматиновые структуры образуют поэтому в них кольцо.

Прекрасные срезы, полученные Бауэром, содержат, повидимому, в действительности не крупные хромиоли, сплошь заполняющие диск, а отдельные мелкие пучки с кольцеобразно расположенными хромиолями в каждом из них. В особенности это ясно из его рис. 19 на стр. 305, где изображен продольный разрез через очень сложную хромосому хирономуса, состоящую из многих отдельных пучков.

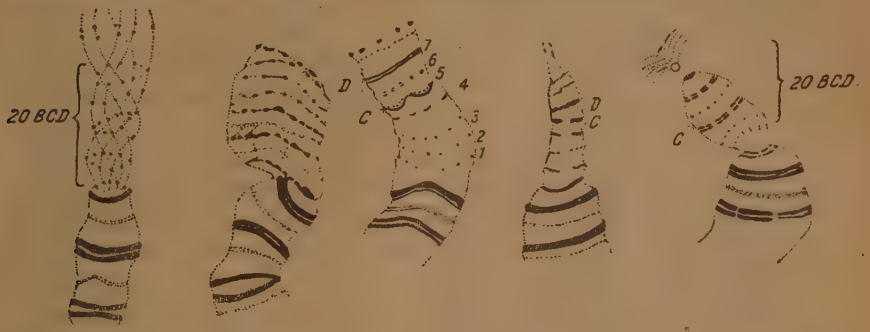
II. Строение инертных районов хромосом

Наша первоначальная схема строения хромоцентра и хромоцентральных районов хромосом (1935) в основном остается, повидимому, правильной и до настоящего времени, хотя наша теоретическая интерпретация наблюдаемых цитологических картин и встретила некоторые возражения со стороны Бауэра. За последний год мы значительно уточнили наше представление о строении инертных районов хромосом и поэтому считаем необходимым изложить их здесь, тем более, что последняя работа Тинякова дает несколько отличающиеся от наших данные в отношении *D. melanogaster*.

Проксимальные концы всех хромосом *D. melanogaster* в ядрах клеток слюнных желез имеют на первый взгляд строение, несколько отличное от строения свободных дистальных плеч хромосом. Различие заключается в нарушении правильного дискоидального строения этих районов (β-гетерохроматин, по Гейтцу). В дальнейшем я буду их называть, по аналогии с соответствующим районом Х-хромосомы, инертными районами хромосом. Наиболее проксимальные хромомеры инертных районов всех хромосом *D. melanogaster* соединены вместе. Этот район, общий для всех хромосом, я буду называть хромоцентральным районом данной хромосомы (хромоцентр).

1. Инертный район Х-хромосомы (фиг. 2 и 3)

Инертный район Х-хромосомы лежит за последним диском пайнтеровской карты и, вероятно, за диском 20B1 бриджесовской карты [1]. Число наблюдаемых в этом районе дисков определяется качеством препарата и оптических средств наблюдения и в зависимости от них колеблется от восьми до десяти. Диски, входящие в этот район, состоят из мельчайших хромиолей, расположенных иногда на далеко разошедшихся друг от друга хромонемах, вследствие чего они кажутся прерывистыми. При раздавливании ядер в слюнных железах хромиоли инертного района Х-хромосомы легко сдвигаются, дискои-



Фиг. 2. Инертный район Х-хромосомы. Локус гена bobbed связан с районом 20CD

дальное строение его кажется нарушенным, и тогда этот район представляется состоящим из отдельных распыленных хромиолей. В ряде случаев инертный район Х-хромосомы представлен отдельными пучками хромонем с хромиолями, идентифицировать которые с символами карты Бриджеса очень трудно. Но в некоторых ядрах структура инертного района Х-хромосомы благодаря интимной конъюгации хромонем ясно видна. Хромиоли образуют в этом случае типичные диски, характерные для эухроматической части Х-хромосомы, и это позволяет дать некоторый морфологический очерк инертного района Х-хромосомы.

Диск 1-й. Наиболее близко к 20B1 диску лежит очень тонкий диск, состоящий из мельчайших хромиолей, слабо красящийся, вследствие чего во многих случаях он кажется отсутствующим.

---

[1] В работе 1935 г., посвященной Y-хромосоме, я ошибочно идентифицировала последний диск карты Пайнтера, как диск 19T1 только что полученной тогда карты Бриджеса. Поэтому инертный район Х-хромосомы, расположенный за последним диском пайнтеровской карты, я идентифицировала тогда, как район 19F3 20ABCD. Тиняков (1936) неверно приводит эти мои старые данные, указывая, что я считаю инертным районом Х весь район, начиная с 19.

Диск 2-й в большинстве случаев имеет такое же строение, как и первый, но иногда он красится более резко и тогда кажется состоящим из крупных хромиолей.

Диски 3, 4 и 5-й составляют среднюю часть инертного района и в большинстве случаев красятся наиболее отчетливо. Среди них во всех случаях можно видеть, как наиболее четкий, 4-й диск, состоящий из крупных резко красящихся хромиолей. Это самый заметный диск инертного района Х-хромосомы (20С).

Фиг. 3. Левый конец Х-хромосомы в линиях sc^8 и sc^4: *a*, *b*, *c*/sc^8—между активными участками хромосомы расположен инертный район, состоящий из 5 хромомерных дисков, *d*, *e*, *f*/sc^4 — между активными участками хромосомы расположен инертный район, включающий 4 хромиольных диска

Диск 6-й. Морфология его очень вариирует. В том случае, когда он составлен из хромиолей, очень близко лежащих друг к другу, это — хорошо красящийся резкий диск. В некоторых же случаях, когда 6-й диск уже входит в состав хромоцентра, он представлен мелкими хромиолями, расположенными на разошедшихся хромонемах (20D1).

Диски 7, 8, 9, 10-й представлены отдельными хорошо красящимися хромиолями, расположенными чаще всего уже на далеко разошедшихся хромонемах. Эти диски уже входят в состав хромоцентра, т. е. ассоциированы с хромиолями аутосом в диски хромоцентра (20D 2, 3, 4).

Хотя приведенное общее морфологическое строение инертного района Х-хромосомы в отдельных случаях может быть сильно изменено, все же основные черты его остаются более или менее постоянными. Наиболее существенно, что величина и структура хромиолей описываемого района принципиально ничем не отличаются от таковых в эухроматических частях Х-хромосомы. Число видимых хромомер на единицу длины хромонемы в обоих районах приблизительно одинаково. Но ряд особенностей цитологического поведения этого района Х-хромосомы, выявленных на материале линий sc^4, sc^8, y^{3p}, ss^{Ls}, sc^{S_1} и др., — притяжение любой его части к хромоцентру и гомология отдельных его частей между собою заставляют

рассматривать его, как несколько отличный по своим свойствам от эухроматических частей хромосом, хотя цитологическая структура их в основном и одинакова.

Параллельным генетическим и цитологическим анализом разломов Х-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8 было установлено (Меллер и Прокофьева, 1935), что описываемый район Х-хромосомы в слюнных железах соответствует так называемому «инертному» району метафатической Х-хромосомы. Исследование строения левого конца в этих линиях представило особенно большой интерес в связи с определением положения гена bobbed. В линиях sc^4 и sc^8 цитологический анализ обнаруживает разрыв в инертном районе Х-хромосомы. В sc^8, где правый разрыв прошел правее bobbed, мы обнаруживаем на левом конце Х-хромосомы 5 дисков инертного района, за которыми идут диски района 1А и часть 1В1 (результат инверсии). В sc^4, где разрыв прошел левее bobbed, можно видеть 4 диска инертного района и затем диски района 1А, часть 1В1 (фиг. 3).

Таким образом цитологическое сравнение разломов в правом конце Х-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8 показывает, что в sc^8 разлом прошел между 5 и 6-м дисками и в sc^4 — между 4 и 5-м дисками. Разница в разломах Х-хромосомы в этих двух линиях измеряется лишь одним 5-м диском инертного района Х-хромосомы.

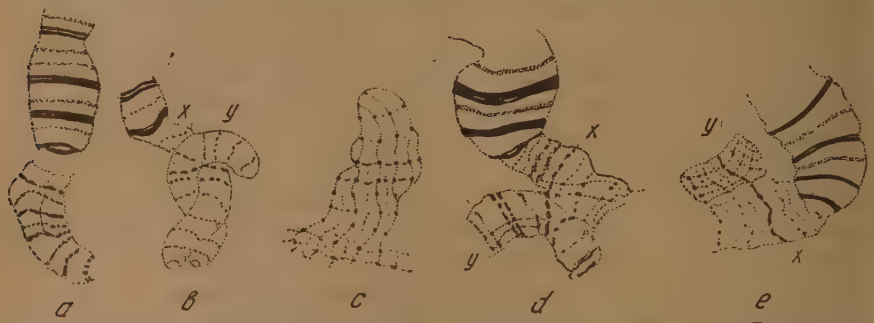
Но так как 4-й, т. е. последний диск инертного района, расположенный правее района 1А и части 1В1 в sc^4, значительно тоньше диска 4-го инертного района нормальной Х-хромосомы, то я думаю, что разлом прошел не за 4-м диском, а внутри него. Отсюда следует, что локус гена bobbed, повидимому, связан с 4 или 5-м диском инертного района. По карте Бриджеса локус гена bobbed будет расположен, повидимому, в районе 20С. На наших фигурах это будут диски 4—5. Данные Тинякова (1936) по инертному району Х-хромосомы в основном совпадают с нашими, включая и локализацию гена bobbed.

В обеих исследованных линиях на правом конце перед эухроматической частью, начинающейся с части диска 1В1, можно видеть состоящую из 3—5 хромиолей часть инертного района. Подробное описание правого конца Х-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8 будет дано в дальнейшем, в связи с особенностями строения хромоцентральных районов хромосом. Провести различие в строении правого конца Х-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8 очень трудно, так как он входит в состав хромоцентра. Полученные данные все же дают некоторое указание на присутствие в этом конце в sc^4 1—2 линиях хромиолей по сравнению с соответствующим концом sc^8. Эту разницу мы относим за счет локуса гена bobbed (фиг. 14).

Инертный район Х-хромосомы в слюнных железах всегда бывает соединен слабо красящимися нитями с плазмозомой. Ранее это отмечалось Тиняковым (1936).

2. Строение Y-хромосомы самцов и $\widehat{XXY}$ самок (фиг. 4 и 5)

В ядрах клеток слюнных желез самцов *D. melanogaster* с инертным районом X-хромосомы конъюгирует небольшой элемент, который был определен нами как Y-хромосома (Прокофьева, 1935). Во всех исследованных случаях мы наблюдали лишь одно тело, без указания на наличие двух плеч. Во многих ядрах конъюгация инертного района X-хромосомы и Y-хромосомы полная (фиг. 4, *a*). Инертный район X-хромосомы в этих случаях ничем не отличается от инертного района самок, и идентифицировать Y-хромосому как



Фиг. 4. Строение Y-хромосомы: *a*, *b*, *c* — у нормальных самцов, *d*, *e* — у $\widehat{XXY}$ самок, *c* — Y-хромосома отдельно

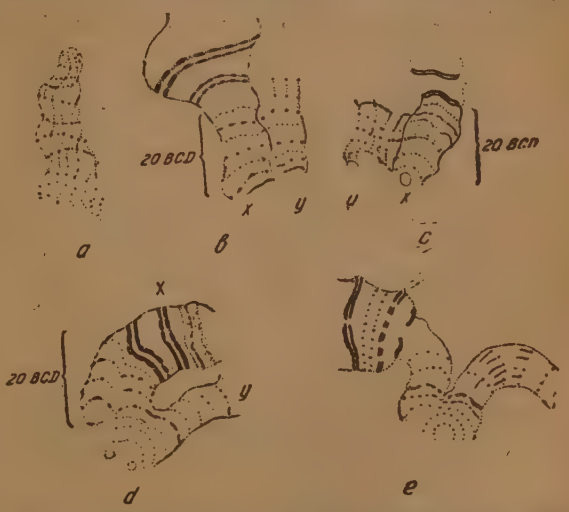
отдельный элемент ядра в таких случаях невозможно. Но в случаях неполной конъюгации строение Y-хромосомы может быть изучено достаточно точно (фиг. 4, *b*, *c*). Y-хромосома так же, как и инертный район X-хромосомы, образована 8—10 дисками, в большинстве случаев обнаруживающими сходное морфологическое строение. Диски 3, 4 и 5-й и в Y-хромосоме являются наиболее интенсивно красящимися. Как и все диски инертных районов хромосом, диски Y-хромосомы представлены отдельными хромомерами, красящимися с различной интенсивностью. В некоторых случаях можно видеть, что при вполне сконъюгировавших средних частях инертного района X- и Y-хромосомы (диски 3, 4 и 5-й) самые проксимальные их точки или дистальные районы остаются свободными.

Слюнные железы личинок самок $\widehat{XXY}$ представляют собою очень удобный материал для изучения строения Y-хромосомы, так как часто она обнаруживает здесь неполную конъюгацию с инертным районом X-хромосомы (фиг. 4, *d*, *e*). В некоторых ядрах можно отчетливо наблюдать интенсивнее других красящиеся 3, 4 и 5-й диски Y-хромосомы (район 20CD бриджесовской карты), но иногда Y-хромосома так же, как и инертный район X, представлена однообразными хромиолями. Наиболее интенсивной чертой поведения

Y-хромосомы, подмеченной у самок $\widehat{XXY}$, является часто наблюдаемая конъюгация средних ее районов с соответствующей частью инертного района X-хромосомы, в то время как дистальные части Y-хромосомы, а иногда и самый проксимальный район остаются свободными (фиг. 4).

Для исследования цитологического строения и поведения отдельно короткого и длинного плеча Y-хромосомы я использовала культуры, полученные в результате кроссинговера между X- и Y-хромосомами, предоставленные мне М. Е. Нейгаузом, которому я пользуюсь случаем выразить мою благодарность.

Исследование самок $\widehat{XXY}$, у которых Y-хромосома была представлена одним коротким плечом так же, как и самок $\widehat{XXY}$, у которых Y-хромосома была представлена одним длинным плечом, обнаружило присутствие Y-хромосомы в обеих линиях. Короткое плечо Y-хромосомы (фиг. 5, *a*, *b*, *c*) морфологически почти полностью идентично с инертным районом X-хромосомы и нормально с ним конъюгирует. Длинное плечо (фиг. 5, *d*, *e*) в основном имеет также сходное строение с инертным районом X-хромосомы, хотя в ряде случаев их конъюгация и понижена. И в коротком и в длинном плечах Y-хромосомы можно найти характерный для локуса гена bobbed район с резко красящимися хромиолями, чаще всего нормально конъюгирующий с соответствующим районом X-хромосомы, что подтверждает вывод Нейгауза (Neuhaus, 1935), по которому локус нормального аллеломорфа гена bobbed или его мутантные аллеломорфы имеются как в длинном, так и в коротком плече Y-хромосомы.



Фиг. 5. Строение Y-хромосомы: *a* — Y-хромосома, случайно не конъюгирующая с инертным районом X-хромосомы и независимо от него соединенная с хромоцентром (короткое плечо), *a*, *b*, *c* — $\widehat{XXY}$ самок, где Y-хромосома представлена одним коротким плечом, *d*, *e* — $\widehat{XXY}$ самок, где Y-хромосома представлена одним длинным плечом

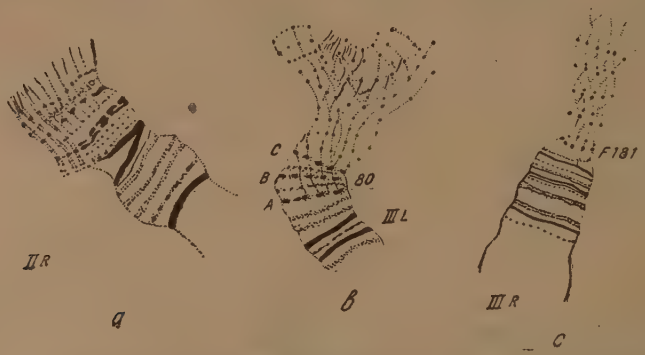
Неполнота конъюгации между инертным районом X-хромосомы и Y-хромосомы, в особенности ее длинного плеча, указывает на

отсутствие полной гомологичности этих элементов. В особенности это касается самых проксимальных и дистальных частей длинного плеча Y-хромосомы.

Повидимому, именно негомологичностью отдельных локусов можно объяснить то большое различие плеч Y-хромосомы, которое наблюдается в метафазах, в то время как в слюнных железах они обнаруживают большое сходство между собою.

3. Инертные районы аутосом (фиг. 6, 7)

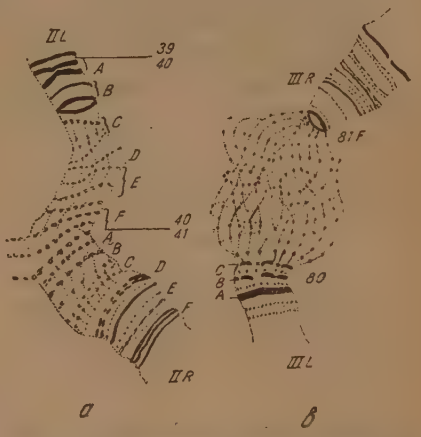
Проксимальные концы аутосом *D. melanogaster* имеют те же особенности строения, которые наблюдаются в X-хромосоме. При первом исследовании создается впечатление, что эти районы резко ограничиваются от дискоидальных и состоят из хромиолей, не организованных в диски, но дальнейшее исследование более точно



Фиг. 6. Строение инертного района аутосом. Видно расхождение отдельных пучков хромонем

выясняет их природу. Вблизи хромоцентра пучки хромонем, шедшие до того в эухроматической части хромосомы в тесной ассоциации между собой, начинают раздвигаться и становятся благодаря этому лучше видимыми. Хромиоли тоже раздвигаются, чем и нарушается правильное дискоидальное строение инертного района. При медленном вращении микрометрического винта можно проследить, как аутосома вблизи хромоцентра распадается на отдельные пучки хромонем, которые затем переходят в хромоцентральную часть данной аутосомы (хромоцентр). Чем ближе к хромоцентру, тем дальше друг от друга располагаются хромиоли на разошедшихся хромонемах. При этом они лежат в различных плоскостях, обусловливая этим сильное нарушение дискоидального строения хромоцентральных районов. Тем не менее на отдельных хромосомах можно иногда отчетливо наблюдать и продольно идущие пучки

хромонем и расположенные на них хромиоли. Один из ясных случаев распадения хромосомы на пучки хромонем представлен на фиг. 6, *c*, изображающей инертный район правого плеча III хромосомы. Пучки хромонем идут от диска 81F1 закрученным кабелем и входят внутрь хромоцентра, вступая в соединение с хромонемами других хромосом. На длинном участке, расположенном между районом 81F1 и хромоцентром, можно видеть гомологичные хромиоли на отдельных пучках хромонем (каждую видимую нить мы рассматриваем как пучок, состоящий из большого числа отдельных хромонем), образующих кольцеобразные диски. На данном участке можно проследить четыре таких кольцевых диска, все стороны которых видны при вращении микрометрического винта.



Фиг. 7. Хромоцентральные районы аутосом: *a* — II хромосома, *b* — III хромосома

В различных ядрах начало раздвигания хромонем в проксимальном конце одной и той же хромосомы может быть приурочено к различным дискам. Например, для левого плеча III хромосомы в одних случаях оно начинается лишь с района 80C (фиг. 7, *b*), в других 80B, а иногда уже весь район резких дисков 80ABC имеет характерную для инертных районов структуру, т. е. в нем дискоидальное строение кажется нарушенным (фиг. 6, *b*). По чисто внешней аналогии с X-хромосомой, где этот район оказался соответствующим «инертному» району метафатической хромосомы, эти районы в аутосомах мы тоже называем «инертными» районами. Таким образом резкой отграниченности инертных районов хромосом от дискоидальных у *D. melanogaster* не наблюдается. Переход одного района в другой происходит постепенно и определяется моментом раздвигания пучков хромонем (фиг. 7, *a*). II хромосома обладает наиболее длинными инертными районами, расположенными справа и слева от точки прикрепления нити веретена. Плечи II хромосомы почти всегда образуют одну непрерывную хромосому (значительно чаще, чем III). Поэтому весь инертный район ее можно проследить с достаточной отчетливостью. Он образован 10—12 прерывистыми хорошо красящимися ломаными дисками. 3—4 диска входят в состав хромоцентра.

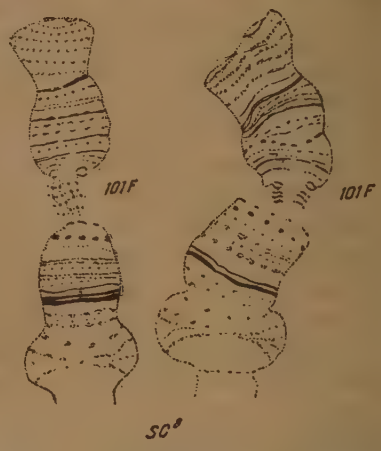
Инертный район III хромосомы состоит из 8—10 хромомерных дисков. Непосредственно за диском 8_1 правого плеча инертный район

III хромосомы очень часто рвется, поэтому плечи III хромосомы в раздавленных ядрах слюнных желез чаще бывают представлены отдельными лентами, чем плечи II хромосомы.

4. Вторые плечи X- и IV хромосомы (фиг. 8, 9, 10, 11, 16)

Согласно теории Левицкого, локус прикрепления нити веретена всегда связан с первичной перетяжкой, благодаря чему каждая хромосома имеет два плеча. Положение первичной перетяжки определяет длину плеч хромосом. Правильность этой теории была неоднократно доказана исследованием так называемых палочкообразных хромосом, которые почти во всех случаях при тонком исследовании оказывались головчатыми хромосомами даже у таких мелкохромосомных видов, как некоторые рыбы (Прокофьева, 1935). Двуплечее строение X-хромосомы цитологически было уже описано (Kaufman, 1935), хотя генетических данных по этому вопросу еще не имеется. Двуплечесть IV хромосомы остается недоказанной до сих пор, хотя бисквитообразная ее форма также описывалась.

Фиг. 8. Второе плечо (головка) X-хромосомы



Фиг. 9. IV хромосома. Инертный район длинного плеча IV хромосомы ассоциируется с инертным районом X-хромосомы, расположенным непосредственно у нити веретена последней (линия cs^8).

При исследовании хромоцентральных районов я обратила специальное внимание на возможно более полное исследование этих районов у X- и IV хромосомы. Внимательное изучение хромоцентра нормальных самок обнаруживает на его периферии небольшое тело, состоящее из трех-четырех довольно четких дисков (фиг. 8), не обнаруживающих тенденции вступать в конъюгацию с хромоцентральными районами других хромосом. Положение этого элемента в хромоцентре на протяжении хромонем инертного района X-хромосомы позволяет рассматривать его как второе плечо (головку) X-хромосомы. Что этот элемент не является вторым плечом IV хро-

мосомы, как можно было бы также предполагать, вытекает из цитологического анализа инертного района IV хромосомы.

В большинстве случаев при раздавливании ядер головка X-хромосомы ложится под хромоцентром или над ним, и тогда ее невозможно различить среди неправильных дисков хромоцентра, хотя иногда и в этих случаях ее присутствие можно установить по двум-трем хорошо красящимся коротким дискам внутри хромоцентра.

Инертный район IV хромосомы состоит цитологически из двух неодинаковых по длине частей. К активной части IV хромосомы прилежит небольшой участок инертного района, который обычно наблюдается при исследовании ядер в клетках слюнных желез. Он проявляет тенденцию тесно конъюгировать с инертным районом X-хромосомы, расположенным непосредственно у нити веретена последней, вследствие чего в линиях sc^4 и sc^8 X-хромосома почти всегда соединена на своем правом конце с IV хромосомой (фиг. 9). Эта часть инертного района IV хромосомы состоит из короткой хромонемы с 3—4 хромиолями. Но кроме этой короткой части, обычно хорошо различаемой при исследовании IV хромосомы в слюнных железах, последняя имеет вторую часть инертного района, расположенную еще проксимальнее ее района, конъюгирующего с локусом около нити веретена инертного района X-хромосомы. Эта часть инертного района IV хромосомы значительно длиннее и, как показывает исследование, почти всегда тесно ассоциирована с инертным районом левого плеча III хромосомы (фиг. 10). Она состоит из восьми-девяти хромомерных прерывистых дисков, и их ассоциация с инертным районом левого плеча III хромосомы и является, повидимому,

Фиг. 10. IV хромосома. Большая часть инертного района IV хромосомы (второе плечо) конъюгирует в хромоцентре с IIIL

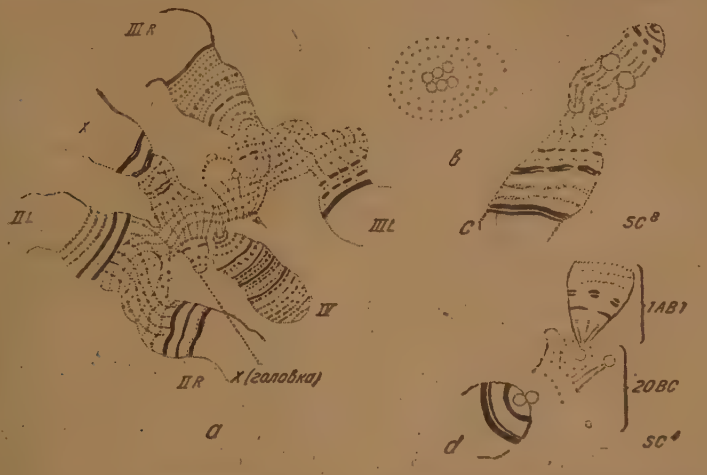
причиной часто наблюдаемого разрыва плеч III хромосомы вблизи района 81F, в то время как плечи II хромосомы почти всегда составляют в ядрах клеток слюнных желез одну непрерывную хромосому. При разрыве III хромосомы в инертном районе ее левое плечо остается соединенным с IV хромосомой и через часть инертного района IV хромосомы с X-хромосомой. Небольшой инертный район, расположенный на дистальном конце IV хромосомы, обнаруживает гомологичность с инертным районом, расположенным у нити веретена IV хромосомы, и, следовательно, с инертным районом X-хромосомы (фиг. 9). Хотя одни цитологические данные отнюдь не могут служить доказательством, все же их можно считать указанием на то, что IV хромосома также имеет два плеча. Одно ее плечо содержит активный район с небольшими инертными участками на обоих концах: на дистальном и на проксимальном конце у нити веретена. Они обычно и наблюдаются нами в ядрах клеток слюнных желез, причем эта часть инертного района обнаруживает гомологичность с соответствующим районом у нити веретена X-хромосомы. Другое плечо IV хромосомы состоит, повидимому, полностью из инертного района. Он значительно длиннее инертного района правого плеча и обнаруживает тенденцию быть ассоциированным с инертным районом левого плеча III хромосомы. На связь IV хромосомы с левым плечом III указал впервые Пайнтер (1935) в своей детальной работе по III хромосоме. Какое из двух плеч IV хромосомы является в метафазе длинным и какое коротким, сказать трудно. Но так как в ядрах клеток слюнных желез оба плеча, повидимому, почти равны и так как гены инертных районов вырабатывают в метафазе больше хроматина, чем локусы генов активных районов, то весьма вероятно, что длинное плечо IV хромосомы, т. е. большая часть метафатической IV хромосомы, состоит из инертного района. Другими словами, если удалить из одной из IV хромосом ее активный район, такая IV хромосома не будет существенно отличаться от нормальной IV хромосомы, тем более, что и активное плечо IV хромосомы содержит инертные районы на обоих концах.

5. Строение хромоцентра (фиг. 11, 7, 16)

Хромоцентр у *D. melanogaster* образован, повидимому, слиянием негомологичных хромиолей, расположенных на самом проксимальном конце инертного района каждой из хромосом.

Соединение гомологичных локусов, расположенных в негомологичных хромосомах около точки прикрепления нити веретена, и вызывает ослабление конъюгации пучков хромонем между собою в проксимальных концах хромосом, а это влечет за собою нарушение в них дискоидального строения.

Бауэр, исследуя строение инертных районов хромосом *D. pseudoöbscura*, также пришел к выводу, что хромоцентр в ядрах клеток слюнных желез этого вида образован соединением негомологичных проксимальных гетерохромомер всех хромосом. Но он истолковывает это соединение не как результат конъюгации гомологичных локусов, расположенных в инертных районах негомологичных хромосом, как склонна думать я, а как результат неспецифического их притяжения. Разрешение этого вопроса может дать только генетический анализ



Фиг. 11. Строение хромоцентра: *a* — общее строение хромоцентра, *b* — группа кольцеобразно расположенных хромиолей отдельных пучков хромонем в центральной части хромоцентра, не конъюгирующих между собою (кино-тельца отдельных пучков хромонем), *c*, *d* — образование колец из хромиолей в инертном районе X-хромосомы sc^4 как результат неполной конъюгации между собой отдельных его пучков

соответствующих районов хромосом. Хромонемы аутосом, выйдя из одного плеча хромосомы, не оканчиваются в хромоцентре, но идут непрерывно через него в другое плечо. Положение хромосом внутри и вблизи хромоцентра так же, как и общий вид хромоцентра, является результатом случайного расположения этих элементов во время раздавливания ядра при приготовлении препарата. Несмотря на эту случайность конфигураций хромоцентральных районов, все же можно видеть, что наиболее обычным способом соединения хромосом в хромоцентре является случай, изображенный на фиг. 11, *a*. Оба плеча каждой из аутосом соединены вместе, образуя непрерывные ленты, соответствующие II и III хромосомам. Обе аутосомы соединяются между собой на небольшом протяжении 4—5 дисков своих хромоцентральных районов, образуя фигуру x, между ветвями которой к хромоцентральным районам аутосом присоединяются X и IV хромосомы.

Общая для всех хромосом область трех-четырех неправильных прерывистых дисков, образованная соединением, повидимому, негомологичных хромиолей всех хромосом, и является хромоцентром.

Основными составляющими его элементами являются пучки хромонем и расположенные на них хромиоли. Никакого другого материала при наших средствах наблюдения нам обнаружить в хромоцентре не удалось. Характерное морфологическое строение хромоцентра (хромоцентральных районов хромосом) так же, как и описанное выше строение близких к хромоцентру инертных районов хромосом, вызвано расхождением хромонем внутри одной хромосомы и конъюгацией негомологичных хромонем в хромоцентре. Дискоидальное строение, нарушенное в инертных частях хромосом, кажется еще более нарушенным в хромоцентральных районах, но и в хромоцентре можно обнаружить наличие хромиолей, образующих кольцеобразные диски.

Довольно толстые хорошо видимые нити, на которые распадаются хромосомы в инертных и хромоцентральных районах и посредством которых соединяются плечи аутосом, являются не единичными хромонемами, а, возможно, пучками, состоящими из большого числа хромонем (Hertwig, 1935). В некоторых случаях, повидимому, и отдельные пучки, в силу притяжения к негомологичным им хромосомам, распадаются на составные хромонемы, и тогда крупные хромомеры распадаются на маленькие колечки, состоящие из мелких хромиолей. Эти кольца Бауэр (1936) принял, повидимому, за крупные, окрашенные лишь с периферии гетерохромомеры, а Тиняков (1936) — за хроматиновые колечки. Строение хромосомы из отдельных пучков хорошо бывает видно также и на вставленном инертном районе левого конца Х-хромосомы sc^4 и sc^8 (фиг. 11, *c*). Хромиоли отдельных пучков хромонем инертного района образуют небольшие колечки. Вообще же образование колечек из хромиолей происходит в различных участках инертного района хромосомы. Этот процесс, вероятно, связан с ослаблением притяжения гомологичных пучков хромосом в данных участках. Локусы прикрепления нити веретена — кино-тельца на хромонемах хромосом *D. melanogaster*, представлены такими же хромиолями, как хромиоли, с которыми связаны локусы генов, ничем морфологически от них не отличаясь (фиг. 7). Поведение этих хромиолей может быть различным. Иногда они, будучи расположены на негомологичных хромосомах, конъюгируют между собою, образуя самые центральные диски хромоцентра. В других случаях они лежат на отдельных пучках, не конъюгируя между собою, и тогда в центральной части хромоцентра в центре дисков, составленных хромиолями негомологичных хромонем, можно видеть светлый участок, занятый небольшими, состоящими из отдельных хромиолей, колечками (фиг. 11, *b*). Это, повидимому, кино-тельца отдель-

ных пучков хромонем, не вступившие в более тесную конъюгацию между собою. Кольца, составленные, повидимому, из хромиолей кино-телец, отчетливо можно также наблюдать на самых проксимальных, чаще всего не конъюгирующих в этом районе между собою, концах Y- и X-хромосом.

6. Некоторые особенности поведения инертных районов (фиг. 12, 13, 14)

Исследование левого и правого концов X-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8, помимо определения положения локуса гена bobbed, позволило наблюдать некоторые особенности в поведении инертных районов хромосом. На левом конце X-хромосомы в этих линиях чаще всего мы наблюдаем картину, представленную на фиг. 3. Благодаря большой инверсии, левый разлом которой прошел в районе гена scute (1B1), а правый в середине инертного района (20CD), часть инертного района в этих линиях оказалась лежащей на левом конце хромосомы, будучи заключенной между эухроматическими частями хромосомы. Как правило, этот район сохраняет свою тенденцию притягиваться к хромоцентру, а также проявляет гомологию с инертным районом, оставшимся у нити веретена, благодаря чему и образуется уже неоднократно описанное в литературе кольцо (фиг. 12). Характер конъюгации дисков соединившихся инертных районов ясно показывает, что здесь имеет место не воссоединение разорванных кусков инертного района (продольное притяжение), а нормальная конъюгация хромосом сторона к стороне.

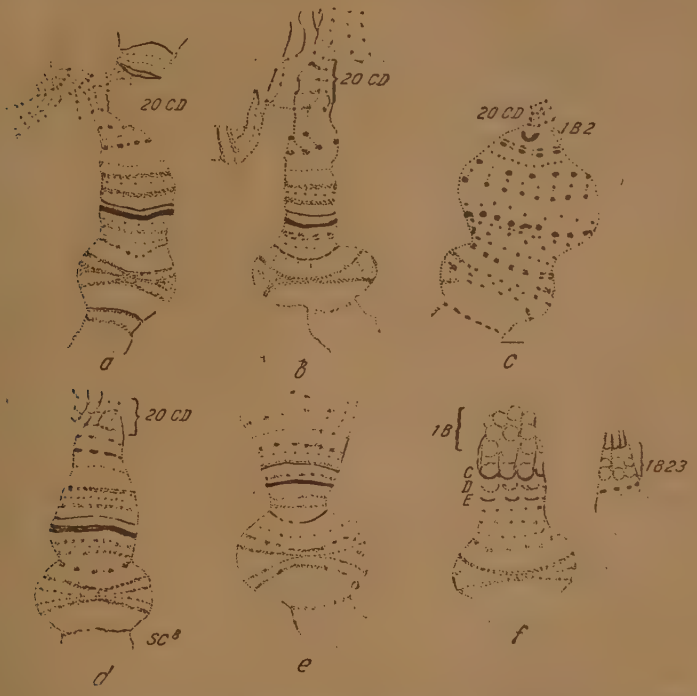
Фиг. 12. Конъюгация разъединенных разрывом частей инертного района X-хромосомы линии sc^8

На основании этих наблюдений я прихожу к выводу, что инертный район X-хромосомы, а возможно, и остальных хромосом, состоит из нескольких линейно расположенных генов, часть которых, например лежащие правее и левее гена bobbed, гомологичны между собою. В результате при конъюгации хромонем в инертном районе

Х-хромосомы получается иногда сложная картина зигзага, напоминающая структуру хромосомы в локусе Bar, где имеется дупликация. Но обычно в нормальной хромосоме, где инертный район не разорван, конъюгация хромонем в поперечном направлении более сильна и поэтому цитологически линейное расположение хромиолей не нарушается. В случаях же разрывов в инертном районе оторванные друг от друга гомологичные локусы, расположенные в целой хромосоме линейно друг за другом, получают возможность конъюгировать сторона к стороне, как обычно конъюгируют гомологичные локусы. Кольцо всегда соединено с хромоцентром и инертный район Х-хромосомы имеет обычную хромиольную структуру. Однако в некоторых, правда, очень редких, случаях можно наблюдать картины, проливающие свет на цитологическую структуру и поведение инертных районов вообще. Иногда, в силу неспецифического притяжения терминальных локусов дистальных концов хромосом (Бауэр, 1936), левый конец Х-хромосомы оказывается соединенным с дистальным концом какой-либо из аутосом (фиг. 13). Притяжение друг к другу гомологичных, разъединенных инверсией частей инертного района Х-хромосомы в этом случае, повидимому, ослаблено их положением в ядре. Поэтому хромонемы инертного района, вставленного между эухроматическими частями хромосом, ведут себя в этом случае совершенно сходно с соседними эухроматическими частями, расположенными направо и налево от него. Хромонемы инвертированной части инертного района вступают в тесную конъюгацию между собою, и сближенные конъюгацией гомологичные хромиоли инертного района образуют типичные диски, ничем не отличимые по своей структуре от соседних, расположенных направо и налево от них, дисков активных частей хромосомы. Этот факт подтверждает, как мне кажется, правильность предположения, что между активными и инертными частями хромосом у *D. melanogaster* нет структурных различий. Имеющиеся различия относятся к поведению данных районов, обусловленному свойствами входящих в него генных локусов. Наше предположение о принципиальном сходстве в строении эухроматических и инертных частей хромосом подтверждается также и исследованием правого конца Х-хромосомы в линиях sc^4, sc^8, y^{3p}, sc^{s_1} и т. д. (фиг. 14). В этих культурах часть инертного района (включая или не включая ген bobbed), вследствие большой инверсии, оказывается расположенной

Фиг. 13. Левый конец Х-хромосомы в линии sc^4. Инертный район, вставленный между эухроматическими частями хромосомы, имеет совершенно сходное с ними строение

правее части диска эухроматического района 1B1. В некоторых из исследованных случаев можно было наблюдать, как расхождение хромонем, столь типичное для хромоцентральных районов, начавшись в районе 20D (инертный район X близ точки прикрепления нити веретена), распространялось на близлежащий район 1B1, 2, 3, 4, а иногда даже на район 1C1, 2, 3, и весь правый, обычно типично эу-



Фиг. 14. Строение правого конца X-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8: *a*, *b* — sc^4 — видны 4—5 хромиольных дисков, оставшихся у нити веретена инертного района (с геном bobbed), *d*, *e*, *f* — sc^8 — видны 3 хромомерных диска инертного района, *c*, *e*, *f* — благодаря приближению к хромоцентру районы 1BC имеют хромоцентральную структуру

хроматический конец X-хромосомы оказывается в этих случаях имеющим типичную структуру хромоцентральных и инертных районов.

Сходное явление цитологического преобразования эухроматического района хромосомы в хромоцентральную структуру можно наблюдать и на коротких делециях. Строение эухроматических районов, не затронутых разрывом, но расположенных недалеко от него, во многих случаях сильно нарушено. Диски искривляются, и вся делеция кажется состоящей скорее из отдельных хромиолей, чем из правильно расположенных дисков.

III. Обсуждение

Настоящее исследование относится к инертным районам хромосом лишь *D. melanogaster*. Поэтому мне трудно дискуссировать с Гейтцем, Бауэром, Фроловой и Тиняковым, приводящими данные по другим видам. Тем не менее мне хочется рассмотреть некоторые факты, приводимые этими авторами в свете данных, полученных на *D. melanogaster*.

Инертные районы хромосом всех изученных до сих пор видов *Drosophila: melanogaster, simulans, funebris, virilis, repleta, miranda, pseudoobscura, hydei, sulcata* и др., чрезвычайно вариируют в строении, давая иногда цитологические картины, очень сильно отличающиеся от тех, которые мы наблюдали у *D. melanogaster*. Тем не менее в основе всех различий лежит, как мне кажется, не принципиальное различие в строении инертных районов из различных хроматинов, а в особенностях генных локусов, составляющих эти районы у различных хромосом. Длина инертного района каждой хромосомы в слюнных железах определяется числом элементарных хромиолей или количеством генных локусов, его составляющих. Одним из свойств генных локусов инертных районов является их способность вырабатывать вокруг себя на определенной стадии клеточного цикла, особенно в метафазе, бо́льшие количества хроматина, чем это наблюдается для генных локусов так называемого активного района. Возможно, что некоторые локусы отдельных хромосом сохраняют эту способность и в слюнных железах. Я не вхожу в рассмотрение особенностей этого хроматина и оставляю открытым вопрос об его физиологической или генетической роли, химических свойствах, сходстве или несходстве с эухроматином или гетерохроматином.

Тиняков первый сделал попытку дифференцировки инертных районов и «инертного материала» этих районов на отдельные группы. Я нахожу приемлемым его подразделение инертных районов на собственно инертный материал и хромомерный участок, хотя у *D. melanogaster* эти районы, как я показала, в слюнных железах неразличимы друг от друга, и эта классификация будет более правильной, если ее отнести к метафатическим X- и Y-хромосомам. Кроме того, необходимо указать, что между инертным материалом и хромонемой с хромиолями существует непосредственная функциональная зависимость.

Что же касается дифференцировки «инертного материала» на: 1) инертный материал X-хромосомы, который либо выявляется в слюнных железах (*D. funebris*), либо не выявляется (*D. melanogaster*), и 2) инертный материал Y-хромосомы, который никогда не выявляется в ядрах клеток слюнных желез, — то эта классификация кажется мне менее обоснованной. Прежде всего, следуя принятому критерию, ее

следует дополнить группой 3-инертный материал аутосом, который также или выявляется, или не выявляется в слюнных железах. Но самый критерий, лежащий в основе этой классификации — именно особенности инертного материала, обусловленные их принадлежностью к определенной хромосоме,— мне кажется неправильным, и вот почему: во-первых, мы ничего не знаем о свойствах этого «инертного материала», кроме его способности окрашиваться ацетокармином в одних случаях и не окрашиваться в других (по-моему он не окрашивается тогда, когда его нет); во-вторых, этот «инертный материал», с одной стороны, в различных хромосомах ведет себя одинаково (он не выявляется ни в Y, ни в X, ни в аутосомах *D. melanogaster*, ни в аутосомах *D. ananasae*), а с другой — в пределах инертного района одной данной хромосомы он может вести себя различно. Например, он выявляется в дистальной части X-хромосомы *D. funebris* и не выявляется в ее проксимальной части, состоящей из хромомерных дисков (по данным Тинякова).

Из приведенного видно, что ни классификация, основанная на свойствах этого «инертного материала», ни его принадлежность той или иной хромосоме, не поможет нам разобраться в сложной проблеме строения инертных районов, особенности цитологического строения и поведения которых обусловлены прежде всего спецификой составляющих их генных локусов.

Действительно, нельзя прежде всего рассматривать инертный район как некоторое однородное гомогенное целое. Он состоит из отдельных локусов, часть которых и создают, возможно, ту специфику, которую мы наблюдаем при исследовании инертных районов различных хромосом или отдельных частей инертного района одной хромосомы в слюнных железах. Некоторые локусы в инертных районах (разных хромосом или одной данной хромосомы, безразлично) вырабатывают, вероятно, и в слюнных железах некоторое количество инертного материала (хроматина) и этим они, возможно, отличаются морфологически от других частей инертного района, не вырабатывающих хроматина. Другими словами, способность вырабатывать или не вырабатывать инертный материал в слюнных железах принадлежит, повидимому, не всем и не в одинаковой степени локусам инертного района а, повидимому, лишь некоторым из них, и их присутствие в инертных районах вызывает то разнообразие внешней морфологии, какое мы видим из литературных данных.

Не исключена возможность, что определенные локусы в пределах инертного района одной хромосомы или в различных хромосомах вырабатывают и качественно и количественно различные «инертные материалы», и способность краситься или не краситься ацетокармином — лишь одна из таких особенностей. Но мы об этом ничего не знаем.

Инертные районы хромосом, состоящие из так называемого «инертного зернистого материала» (Тиняков, 1936) или β-гетерохроматина (Heitz, 1935), построены, по-моему, в действительности из хромонем и хромиолей, связанных с генными локусами, часть которых вырабатывает даже в слюнных железах много хроматина, благодаря чему инертные районы и кажутся резко красящимися, зернистыми и отличимыми по своему строению от районов эухроматических.

Согласно моим наблюдениям, хроматин, вырабатываемый генными локусами инертных районов хромосом в слюнных железах, не образует никаких морфологических отдельностей в виде зерен. Он красится диффузно, придавая инертным районам несколько более темную окраску по сравнению с районами эухроматическими. Судя по литературным данным, такое же строение инертных районов имеют хромосомы и других видов *Drosophila* (Фролова, 1936). Таким образом цитологические особенности (размеры и морфология) инертного района любой хромосомы у любого вида *Drosophila* в слюнных железах определяются схематично, как мне кажется, следующими причинами:

1. Количеством генных локусов, что непосредственно определяет длину хромонемы и число хромомер данного инертного района.

2. Степенью гомологии этих локусов между собою в пределах инертного района хромосомы (наличие дупликаций) и гомологичностью этих локусов в инертных частях негомологичных хромосом. Это определяет большую или меньшую дезорганизованность дисков внутри инертного района данной хромосомы и размеры района хромосомы, участвующего в образовании хромоцентра.

3. Способностью некоторых генных локусов данного инертного района вырабатывать не только на стадии метафазы, но и в покоящихся ядрах клеток слюнных желез, то или иное количество хроматина. На основании этого инертные районы хромосом некоторых изученных видов *Drosophila* я описала бы таким образом. *D. melanogaster*: все хромосомы имеют инертные районы различной длины, определяемой количеством в них генных локусов. Последние вырабатывают во II и III хромосомах немного диффузно красящегося хроматина. Отличие инертных районов от эухроматических определяется также гомологичностью некоторых локусов внутри инертного района одной данной хромосомы (например, Х-хромосомы) и гомологичностью локусов в негомологичных хромосомах, благодаря чему образуется хромоцентр. *D. simulans* и *D. pseudoöbscura* имеют, повидимому, сходное строение с хромосомами *D. melanogaster*. *D. funebris*: Х-хромосома имеет на проксимальном конце длинный инертный район, захватывающий длинный участок хромонемы с бо́льшим числом хромомер, чем у *D. melanogaster*, а следовательно, и с большим числом генных локусов. Некоторые из этих локусов, расположенных в дистальной части инертного района, вырабатывают

большое количество хроматина не только на стадии метафазы, вследствие чего метафатическая Х-хромосома превышает в 2—3 раза размеры аутосом, но и в слюнных железах. Поэтому инертный район Х-хромосомы *D. funebris* в ядрах клеток слюнных желез кажется покрытым «зернистым инертным хроматином», маскирующим структуру этого района из хромонем и хромиолей. Возможная гомологичность некоторых генов внутри него (дупликации) создает структуру переплетенных в петлях хромонем (по описанию Тинякова). Инертные районы негомологичных хромосом *D. funebris* содержат очень незначительное количество гомологичных локусов, почему все хромосомы этого вида слабо и лишь непосредственно вблизи локуса кино-телец ассоциированы между собою. Данные по хромосомам этого вида, приведенные С. Л. Фроловой (1935), представляются мне более убедительными, чем более новые данные Тинякова, описывающего инертный район Х-хромосомы *D. funebris* как сильно дезорганизованную структуру. *D. ananasae* (Kikkawa, 1935): две пары двуплечих хромосом (не определено, каких именно) имеют одно из плеч, состоящее из очень короткой хромонемы инертного района с очень небольшим числом хромиолей, связанных с генными локусами, совсем не вырабатывающими в слюнных железах добавочного хроматина, вследствие чего эти плечи в ядрах клеток слюнных желез кажутся отсутствующими вовсе. Некоторые гены инертных районов негомологичных хромосом гомологичны между собою, что вызывает образование хромоцентра.

Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, что для объяснения особенностей поведения инертных районов различных хромосом у различных видов нет острой необходимости прибегать к введению представлений о различных хроматинах: α- и β-гетерохроматине, рыхлом и компактном гетерохроматине, зернистом инертном гетерохроматине, хотя некоторые из этих терминов, может быть, и верно передают впечатление от наблюдаемых картин. Я не вижу основания для резкого различия, проводимого Бауэром (Bauer, 1936), между компактным и рыхлым гетерохроматином у *D. pseudoobscura*, где все основные отношения в инертных районах, повидимому, сходны с описанными у *D. melanogaster*. Компактный гетерохроматин — это свободная часть инертного района хромосомы, не входящая в состав хромоцентра, в которой, однако, под влиянием расхождения хромонем в хромоцентре также уже наблюдается начало этого процесса, хотя он еще резко и не выражен. Компактный гетерохроматин — это область, где начинает нарушаться нормальная конъюгация гомологичных хромонем, и такое строение мы можем придать, как уже сказано выше, любой части любой хромосомы у *D. melanogaster*.

Рыхлый гетерохроматин — это хромоцентральная часть каждой хромосомы, которая вступила в ассоциацию с хромонемами негомоло-

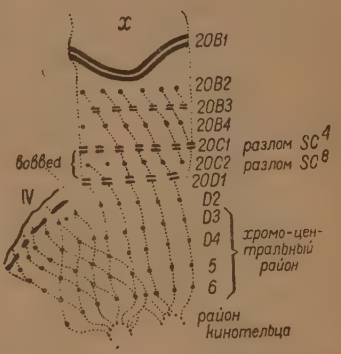
гичных хромосом. В основе она состоит из тех же хромонем и хромиолей, и все цитологическое отличие ее от эухроматических частей, как и прилежащего свободного инертного района, определяется свойством составляющих ее генных локусов, возможно, вырабатывающих у *D. pseudoobscura* и в слюнных железах некоторое количество диффузно красящегося хроматина. Столь же мало оснований, мне кажется, имеется и для объяснения наблюдаемых структур в инертных районах у *D. virilis* предлагаемыми Гейтцем терминами α- и β-гетерохроматина.

Ошибочность предположения Бауэра относительно различий между эухромомерами и гетерохромомерами, как уже сказано выше, основана на неверном объяснении наблюдаемых картин. Хромомеры хромоцентральных районов хромосом ничем существенно не отличаются от таковых в активном районе. Бауэр же принял за крупные, окрашенные лишь с периферии, гетерохромомеры два рода структур: 1) небольшие кольца, образованные расхождением хромонем в пределах небольших пучков хромонем, из которых состоит сложная хромосома в слюнных железах, и 2) овальные пространства, расположенные между хорошо видимыми в хромоцентральных районах хромонемами. Эти пространства имеют форму небольших ячей, и их форма обусловлена тем, что пучки хромонем каждой хромосомы идут не параллельно длинной оси хромосомы, а закрученным пучком. При обвивании, в процессе конъюгации гомологичных хромосом создается сложная картина, в ряде случаев дающая впечатление ячеистого строения хромосомы. Это кажущееся ячеистое строение бывает иногда видно особенно резко в хромоцентральных и расположенных рядом с ними инертных районах (фиг. 14). Эта же структура была ошибочно истолкована Метцем (1935—1936) для *Sciara* как вакуолизированная структура хромосом в слюнных железах после фиксации их ацетокармином.

Что касается кольцевого строения Х-хромосомы в исследованных линиях sc^4, sc^8, y^{3p} и др., то настоящее исследование показывает, что оно, повидимому, является результатом конъюгации разъединенных разрывом гомологичных локусов инертного района. Я не согласна с интерпретацией Тинякова, по которой притяжение разъединенных разрывом инертных районов Х-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8 определяется тем, что весь инертный район представляет собою одно гомогенное вещество, и разрыв его в любой точке приводит к «неспецифическому притяжению этих частей, как гомологов». Инертный район Х-хромосомы *D. melanogaster*, обладающий в основном той же сложной структурой из хромонем и хромиолей, как и активный район, нельзя рассматривать как одну гомогенную массу. Но весьма вероятно, что район Х-хромосомы, расположенный вблизи точки прикрепления нити веретена, содержит ряд гомологич-

ных генов (дупликаций), и лишь с этой точки зрения его можно рассматривать как обладающий некоторого рода «однородностью».

На основании многих наблюдений я прихожу к выводу, что локусы кино-телец всех хромосом лишены способности активно притягиваться друг к другу, и их притяжение обусловлено притяжением расположенных в непосредственной к ним близости генных локусов инертных районов всех хромосом в области хромоцентра. Такое же предположение в отношении кино-телец хромосом *D. melanogaster* ранее было высказано С. Л. Фроловой (1936). У видов, где нет инертных районов вблизи точки прикрепления нити веретена, как, например, у некоторых видов Chironomus'a, хромоцентр, образованный соединением проксимальных частей хромосом между собою в ядрах клеток слюнных желез, отсутствует вовсе, так как притяжения между самими кино-тельцами у этих видов, как и у *D. melanogaster*, не имеется.



Фиг. 15. Схема строения инертного района Х-хромосомы

Не исключена возможность, что часть материала кино-телец не красится ацетокармином и в слюнных железах кажется поэтому не представленной вовсе, так же, как и хроматин инертных районов хромосом в ряде видов *Drosophila*. В хромоцентральной части хромосом можно наблюдать лишь основную структуру, с которой связан материал кино-телец — хромиоли (или ахроматические промежутки), которые могут являться или самими кино-тельцами, или лишь некоторой их частью, красящейся ацетокармином. Эта часть имеет, как было уже указано, цитологическую структуру, не отличимую в слюнных железах *D. melanogaster* от структуры генных локусов, но обладает несколько иными свойствами в отношении притяжения.

Таким образом инертный район Х-хромосомы можно изобразить состоящим схематично из следующих трех, расположенных друг за другом частей (фиг. 15):

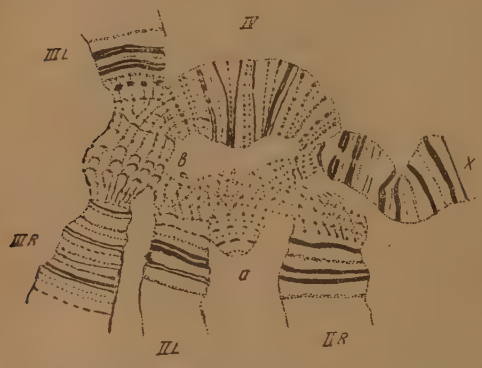
1) Свободный инертный район, содержащий дупликации по некоторым генам, одной из функций которых является выработка в метафазе большого количества хроматина.

2) Инертный район, содержащий генные локусы, гомологичные с локусами, расположенными в соответствующих районах остальных хромосом, в особенности IV хромосомы (хромоцентральная часть инертного района Х-хромосомы).

3) Район кино-тельца, пассивно участвующий в образовании хромоцентра.

Для убедительности доказательства гомологичности генов инертных районов хромосом и наличия в них дупликаций, конечно, далеко недостаточно данных одного цитологического анализа, который был применен в настоящем исследовании. Окончательный вывод может быть получен лишь после соответствующего генетического анализа инертных районов хромосом.

В заключение необходимо отметить еще полную по существу неясность в настоящее время проблемы поведения гомологичных хромиолей и хромонем в каждой из гомологичных хромосом и их поведение после конъюгации. Классические работы Кольцова, Пайнтера и Бриджеса не затрагивают этого важного вопроса. Действительно, если гомологичные хромонемы одной хромосомы ассоциированы между собою благодаря силам конъюгации гомологичных локусов и, следовательно, расположение хромонем внутри сложной хромосомы определяется свойствами генов, оно должно быть одно. Если же гомологичные хромонемы одной хромосомы не расходятся, будучи лишь механически удерживаемы матриксом или неразделившимся кино-тельцем, соединяющим гомологичные хромонемы на проксимальном конце каждой хромосомы, и поэтому расположение хромонем в сложной хромосоме определяется свойствами матрикса, то оно будет другое.



Фиг. 16. Строение хромоцентра: *a* — головка (второе плечо) X-хромосомы, *b* — второе плечо IV хромосомы (соединенное с инертным районом левого плеча III хромосомы)

Наши данные, касающиеся кольцевого расположения хромиолей, подтверждающие в основном данные Фроловой и Эмменса и теорию Кольцова, говорят скорее в пользу первого предположения, хотя далеко не могут считаться окончательными.

Также по существу остается до сих пор невыясненным вопрос о механизме конъюгации хромосом в ядрах клеток слюнных желез, так как единственная подробная работа по этому вопросу Коллера (Koller, 1935), объясняя все наблюдаемые процессы в ядрах клеток слюнных желез с точки зрения теории спиралеобразования Дарлингтона, не затрагивает по существу вопроса о самой конъюгации хромосом, которая в действительности не ограничивается относительным закручиванием (relational coiling) конъюгирующих партнеров. Интересное исследование Коллера касается по существу лишь «внешней механики» хромосом. Неясность поднятых здесь вопросов обусло-

влена большой трудностью исследования внутреннего строения хромосом в слюнных железах и поведения отдельных хромонем, составляющих эти хромосомы. Поэтому дальнейшее накопление фактов в этой области имеет большое значение.

Примечание.

Все рисунки, кроме 11, *а* и 12, *а*, сделаны с помощью 2 мм аппохромата 90, Nap 1.4 и окуляра К×20 Цейса.

Рис. 11, *а* и 12, *а* сделаны с помощью того же объектива и окуляра К×10.

Выводы

Проведенное исследование позволяет сделать некоторые обобщения, касающиеся строения и свойств инертных районов хромосом.

1. Инертные районы хромосом *Drosophila melanogaster* состоят из хромонем и расположенных на них хромиолей, не обнаруживая существенных отличий в строении по сравнению с районами эухроматическими. Количество хромиолей на единицу длины хромонемы в инертных районах то же, что и в активных частях хромосом.

2. Цитологически инертные районы хромосом *D. melanogaster* выглядят, как районы с более или менее сильно нарушенным дискоидальным строением. Это нарушение обусловлено специфическим поведением хромонем вблизи и внутри хромоцентра — ослаблением их конъюгации внутри инертного района одной хромосомы, благодаря ассоциации более проксимальных хромиолей всех хромосом между собою.

3. Различие в строении инертных и активных частей хромосом в ядрах клеток слюнных желез обусловлено особенностями самых проксимальных генных локусов, входящих в состав инертного района: повидимому, гомологичностью некоторых локусов в инертных районах всех хромосом. Район, образованный ассоциацией проксимальных хромиолей всех хромосом, и является хромоцентром. Часть каждой хромосомы, входящей в его состав, есть хромоцентральный район данной хромосомы.

4. Нарушение правильного дискоидального строения, вызванное расхождением хромонем, происходит не только в районе непосредственной конъюгации проксимальных концов всех хромосом (хромоцентр), но имеет место и за несколько дисков до хромоцентра, благодаря чему каждая хромосома имеет небольшой, проксимально расположенный свободный район, имеющий типичное хромоцентральное строение («инертные районы хромосом»).

5. Приближение любой эухроматической части хромосомы к хромоцентру вызывает образование хромоцентральной структуры в этой части, так как на ней отражается расхождение хромонем в соседнем, лежащем проксимальнее, хромоцентральном районе. Другими словами, у *D. melanogaster* хромоцентральное строение

может иметь любая часть каждой хромосомы, если внутри нее почему-либо нарушена нормальная конъюгация гомологичных хромонем, ее составляющих. Одним из таких факторов является приближение этих районов к хромоцентру. Наоборот, отделение части хромоцентрального района хромосомы от хромоцентра, путем включения его между активными частями хромосомы, влечет за собою цитологическое изменение его структуры, которая становится неотличимой от структуры активных частей хромосом. Это также указывает, что в основе различий между активными и инертными районами лежит не их структурное несходство, а функциональное различие между генами, входящими в состав этих районов.

6. Цитологические особенности инертного района любой хромосомы у любого вида *Drosophila* в слюнных железах определяются схематично следующими причинами:

a) Количеством генных локусов, что непосредственно определяет длину хромонемы и число хромомер данного инертного района.

b) Наличием или отсутствием в инертном районе данной хромосомы дупликаций, в случае их присутствия — степенью гомологичности генов, расположенных в дуплицированных участках, и гомологичностью некоторых локусов в инертных частях негомологичных хромосом. Это определяет большую или меньшую дезорганизованность дисков внутри инертного района данной хромосомы и размеры района хромосомы, участвующего в образовании хромоцентра.

c) Способностью некоторых генных локусов данного инертного района вырабатывать не только на стадии метафазы, но и в покоящихся клетках слюнных желез, некоторое количество хроматина.

7. Инертный район X-хромосомы расположен правее диска 20B1 бриджесовской карты и состоит из 8—10 тонких дисков. Диски образованы мельчайшими хромиолями; подробное их описание дано в работе. Приблизительно в середине инертного района расположены наиболее резко красящиеся диски (20CD). Сравнительное исследование разлома в инертном районе X-хромосомы в линиях sc^4 и sc^8, проведенное ранее (Меллер и Прокофьева, 1935) и уточненное теперь, позволяет локализовать ген bobbed в 5-м или в части 4-го диска инертного района (20C).

8. Инертный район X-хромосомы, а возможно, и остальных хромосом, состоит из нескольких линейно расположенных генов, часть которых, например находящиеся левее и правее bobbed, гомологичны между собою. В результате при конъюгации иногда получается сложная картина зигзага, напоминающая структуру хромосомы в локусе Bar. Но обычно в нормальной хромосоме, где инертный район не разорван, конъюгация хромонем в поперечном направлении более сильна, и поэтому линейное расположение хромиолей, как правило, не нарушается. В случаях же разрывов в инертном

районе оторванные друг от друга гомологичные локусы, расположенные в целой хромосоме линейно, получают возможность конъюгировать сторона к стороне, как обычно конъюгируют гомологичные локусы.

9. Y-хромосома в слюнных железах *D. melanogaster* представлена небольшим элементом, гомологичным району 20B2CD X-хромосомы. Хромонемы Y-хромосомы имеют, как и хромонемы инертного района X-хромосомы, в основном то же строение, какое наблюдается в эухроматических частях хромосом. Расстояние между отдельными хромомерами Y-хромосомы в среднем такое же, какое существует между дисками активных частей хромосом.

10. Приблизительно в средней части, как целой, так и представленной одним коротким или одним длинным плечом Y-хромосомы, можно обнаружить район, морфологически сходный с районом 20CD X-хромосомы и нормально с ним конъюгирующий. Так как в этом районе был локализован ген bobbed, то эти данные с цитологических позиций подтверждают предположение Нейгауза (1936), по которому нормальный аллеломорф гена bobbed или его мутантные аллеломорфы имеются как в длинном, так и в коротком плече Y-хромосомы.

11. Неполнота конъюгации между Y-хромосомой и инертным районом X иногда наблюдается как у самцов, так и у самок $\widehat{XX}Y$, в особенности, когда у последних Y-хромосома представлена одним длинным плечом. Это указывает на отсутствие полной гомологичности между X-хромосомой и отдельными частями Y-хромосомы, в особенности длинным ее плечом. Проксимальные и дистальные части Y-хромосомы чаще всего остаются свободными, не участвуя в конъюгации с соответствующими частями инертного района X-хромосомы.

12. Локусы нитей веретена — кино-тельца связаны в хромосомах *D. melanogaster* с такими же хромиолями, как и локусы генов активных и инертных районов, ничем от них по структуре не отличаясь. Весьма вероятно, что локусы кино-телец всех хромосом *D. melanogaster* лишены способности активно притягиваться друг к другу, и их притяжение в ряде случаев обусловлено взаимным притяжением в непосредственной близости к ним расположенных генных локусов всех хромосом в районе хромоцентра.

13. Проведенное исследование позволяет разделить схематично инертный район X-хромосомы на три расположенных друг за другом части: 1) свободный инертный район, содержащий дупликации некоторых генов, одной из функций которых является выработка в метафазе большого количества хроматина; 2) инертный район, содержащий генные локусы, гомологичные локусам, расположенным в соответствующих районах остальных хромосом, в особенности в IV (хромоцентральная часть инертного района X-хромосомы);

3) район кино-тельца, пассивно участвующий в образовании хромоцентра.

14. X- и IV хромосомы являются, повидимому, двуплечими хромосомами. Второе плечо (головка) X-хромосомы очень мало, оно представляет собою элемент из 3—4 дисков. Дистальная его часть не обнаруживает тенденции соединяться с хромоцентром.

Второе плечо IV хромосомы составлено полностью из дисков инертного района и чаще всего ассоциировано с инертным районом левого плеча III хромосомы. Активная часть IV хромосомы несет у нити веретена короткий инертный район, проявляющий гомологичность с инертным районом X-хромосомы. Так как общий инертный район IV хромосомы в слюнных железах почти равен по длине ее активной части, то высказано предположение, что метафатическая IV хромосома составлена почти полностью из инертного материала.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.

Поступило
в марте 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Bauer Hans, Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von Chironomus Thummi Kiefer, Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anatomie, Bd. 23, H. 2, 1935.
[2] Bauer Hans, Structure and Arrangement of Salivary Gland Chromosomes in Drosophila Species, Proc. of the Nat. Acad. of Sci., v. 22, Nr. 4, p. 216—222, 1936.
[3] Bridges C. B., Cytological Data of Chromosome Four of Drosophila melanogaster, Труды по динамике развития, т. X, 1935.
[4] Bridges Calvin B., Salivary Chromosome Maps, J. Heredity, v. XXVI, Nr. 2, February, 1936.
[5] Bridges C. B., The Bar «Gene» a Duplication, Science, v. 83, Nr. 2148, p. 210—211, 1936.
[6] Doyle W. L. and Metz C. W., Structure of the Chromosomes in the Salivary Gland Celles in Sciara (Diptera), Biol. Bull., v. LXIX, Nr. 1, 1935.
[7] Emmens C. W., Section of Drosophila Salivary Glands, Journ. of Heredity, v. 27, Nr. 9, 1936.
[8] Фролова С. Л., Структура ядер в слюнных железах некоторых видов Drosophila. Сравнительная кариология Drosophila, Биол. журн., т. V, № 2, 1935.
[9] Фролова С. Л., Структура ядер в слюнных железах Drosophila sulcata Stert., Бюлл. экспер. биол. и медиц., т. II, вып. 3, 1936.
[10] Fujii Sukeichi, Salivary Gland Chromosomes of Drosophila virilis, Cytologia, v. 7, Nr. 1—2, p. 272—275, 1936.
[11] Heitz E., Über α- und β-Heterochromatin sowie Konstanz und Bau der Chromosomen bei Drosophila, Biol. Zbl., Bd. 54, H. 11/12, 1934.
[12] Hertwig Guenther, Die Vielwertigkeit der Speichel-Druesenkerne und Chromosomen bei Drosophila melanogaster, Zeit. f. ind. Abst. u. Vererb., Bd. 70, H. 3/4 S. 496—501, 1935.
[13] Kikkawa H., An Inference as to the Constitution of X-chromosome in Drosophila, Proc. imp. Acad. Tokyo, II, 1935.
[14] Koller P. Ch., Origin of variation within species, Nature, London, 1935.
[15] Koltzoff, The Structure of the Chromosomes in the Salivary Glands of Drosophila, Science, Nr. 80:312, N. Y., 1934.

[16] Morgan T. H., Bridges C. B., Schultz J., Report of Investigations on the Constitutions of the Germinal Material in Relation to Heredity, 1935.
[17] Muller H. J. and Prokofyeva A. A., The Individual Gene in Relation to the Chromomere and the Chromosome, Proc. Nat. Acad. Sc., v. 21, Nr. 1:16—26, 1934.
[18] Меллер Г. Г. и Прокофьева А. А., Непрерывность и дискретность наследственного вещества, ДАН, т. IV, № 1—2, 1934.
[19] Меллер Г. Г. и Прокофьева А. А., Хромонема инертного района X-хромосомы Drosophila, ДАН, т. I, № 9, 658—660, 1935.
[20] Meller H. J. and Gershenson S. M., Inert Regions of Chromosomes as the Temporary Products of Individual Genes, Proc. Nat. Ac. Sc., v. 21, Nr. 2, p. 69—75, 1935.
[21] Metz C. W. and Gay C. H., Organisation of Salivary Gland Chromosomes in Sciara in Relation to Genes, Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A., v. 20, Nr. 12, 1934.
[22] Metz C. W. and Gay C. H., Chromosome Structure in the Salivary Glands of Sciara, Science, (Nr. 4) IIa, 8):595—596, 1934.
[23] Metz C. W., Structure of the Salivary Gland Chromosomes in Sciara, J. of Heredity, v. XXVI, Nr. 5, 1935.
[24] Metz C. W., Effects of Mechanical Distortion on the Structure of Salivary Gland Chromosomes, Biol. Bull., v. LXXI, Nr. 1, 1936.
[25] Neuhaus M. J., Crossing-over between the X- and Y-chromosomes in the Female Drosophila melanogaster, Zeit. f. ind. Abst. u. Vererb. lehre., Bd. LXXI, H. 1/2, S. 265—275, 1936.
[26] Painter T. S., New Method for the Study of chromosome Rearrangements and the Plotting of Chromosome Maps, Science, 78:585—586, 1933.
[27] Painter T. S., The Morphology of the X-chromosome in Salivary Glands of Drosophila melanogaster and a New Type of Chromosome Map for this Element, Genetics, 19:448—469, 1934.
[28] Прокофьева-Бельговская А. А., Y-хромосома в слюнных железах Drosophila, ДАН, т. III, № 8, 1935.
[29] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., The Structure of the Chromocenter, Cytologia, v. 6, Nr. 4, 438—443, 1935.
[30] Тиняков Г. Г., Об инертных частях и общей морфологии хромосом слюнных желез Drosophila, Биол. журн., т. V, № 5, 1936.
[31] Yassui K., On the Structure of the Chromosome in the Salivary Gland Cells of Drosophila melanogaster, Cytologia, v. 6, Nr. 2—3, 1935.

A. A. PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA. OBSERVATIONS ON THE STRUCTURE OF CHROMOSOMES IN THE SALIVARY GLANDS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

SUMMARY

The investigations presented in the present article entitle us to the following conclusions concerning the nature and structure of the inert region of the chromosomes in *Drosophila melanogaster*:

1. The inert regions of the chromosomes of *D. melanogaster* are characterized by essentially of the same features as the active region, i. e. they are composed of chromonemata with chromioles lying in them. The number of chromioles in the chromonemata per unit length is the same in the inert regions as in the active regions.

2. Cytologicaly the inert regions are regions with more or less disturbed discal structure. The disorganization in the inert region is due to the specific

behaviour of its chromonemata for chromioles in the proximal part of all the chromosomes are apparently homologous, and, in trying to conjugate with one another they disturbe the association between chromonemata belonging to one chromosome.

3. The structural distinction between inert and active region of salivary gland chromosomes is due to the specificity of gene loci included in the inert region: probably due to the homology of several loci of the inert regions of all chromosomes. The chromocenter is formed by the association of the proximal chromioles of all the chromosomes. The part of each chromosome contained in the chromocenter is called the chromocentral region of the chromosome in question.

4. The disorganization of the disc — structure, consequence of a dissociation of the chromonemata, affects not only the parts included in the chromocenter itself, but also the adjoining regions of the chromosomes. Thus every chromosome has in the vicinity of the chromocenter, a free region with a typical chromocentral structure.

5. A transfer of any chromosome section to the chromocentral region modifies the structure of that section into a chromocentral structure, because the separation of chromonemata, taking place in a still more proximal region (the chromocentral region) is now reflected in the structure of the section in question. In other words in *D. melanogaster* a chromocenter — like structure can be induced in any chromosome region as a result of a disturbance of the intra-chromosome conjugation. One method by which this can be achieved lies in transferring a chromosome section to the chromocenter. Conversely, the removal of chromosome sections of the inert region from the chromocenter (by an inclusion into the active region) brings about a change in the cytological structure of the translocated sections: they become indistinguishable from the rest of the active part of the chromosome. This shows that there is no fundamental structural distinction between active and inert regions.

6. The cytological peculiarities of the inert region of any chromosomes in salivary glands of any *Drosophila* Species depend, roughly speaking upon the following factors:

a) Upon the number of gene loci, upon which the numbers of chromomeres and the length of the chromonemata of a given inert region are dependant.

b) Upon the presence or absence of duplications in the inert region of a given chromosome and, in the former case upon the degree of homology of the genes located in the duplicated region. And upon the homology with some loci in the inert regions of non homologous chromosomes. These factors determine the degree of disorganization of the discs in the inert region of a given chromosome and the length of the region participating in the formation of the chromocenter.

c) Upon the property of some gene loci of a given inert regions of

producing a definite amount of chromatine not only at metaphase, but also in the resting unclei of the salivary gland cells.

7. The inert region of the X-chromosome lies to the right of the disc 20B1 according to Bridges's designation, and it consists of 8 to 10 fine bands. These bands or discs are formed by minute chromioles, the detailed description of which is given in the present article. Approximately in the middle of the inert region of the X-chromosome, somewhat closer to the distal end, there are situated the most deeply staining discs of this region (20CD). The comparative study of the breaks in the inert region of the chromosomes sc^4 and sc^8, reported in an earlier paper (Muller and Prokofyeva, 1935) and worked out in more detail since, places the gene «bobbed» within the 4th disc of the inert region (20C).

8. The inert region of the X-chromosome consists of several, linearly arranged genes, some of which, to the left and to the right of «bobbed» are homologous with one another. As a result of this homology, we obtain sometimes when they conjugate, an intricate zig-zag picture which resembles the pictures found at the «Bar» locus. Usually, however in the normal chromosome with its inert region intact, the side-by-side, conjugation (result of transverse attraction) prevails, and therefore the morphological expression of linear arrangement of genes is not disturbed. In the instances of breaks within the inert region the separated homologous loci have the possibility to conjugate with one another side-by-side, following the classical scheme of conjugation between homologous chromosomes.

9. The Y-chromosome in the salivary glands of *D. melanogaster* consists of inextensive element homologous with the region 20B2CD of the X-chromosome. The chromonemata of the Y-chromosome, have like the chromonemata of the inert region of the X, essentially the same structure as in the «euchromatic» region. The distance of the chromioles in a chromonema of the Y-chromosome corresponds in the average to the distance of the discs in active regions.

10. Approximately in the middle section of the short as well as of the long arm of the Y, we find a region which morphologically corresponds to section 20CD of the X-chromosome, and with which it almost constantly synapses. Our cytological data indicating that the «bobbed» gene is localized just in this region support the assertion of Neuhaus (1936), who finds that the «bobbed» locus is contained as well in the long as in the short arm of the Y-chromosome.

11. Incomplete conjugation between the Y-chromosome and the inert region of the X has been observed in the normal male and in the $\widehat{XXY}$ female, particularly in the latter instance when only the long arm of the Y was present. This indicates that there is only a partial homology between the X and some parts of the Y; this concerns very specially the

long arm of the Y. The proximal and the distal sections of the Y frequently remain unpaired.

12. The loci for the spindle fibre attachments in the salivary gland chromosomes of *D. melanogaster* consist of the same kind of chromioles that form the active and the inert regions; no structural differences are evident. It is highly probable that the spindle fibre loci of all the chromosomes of *D. melanogaster* do not possess the property of actual mutual attraction and their apparent attention is due in many cases to the attraction of gene loci of the chromocentral regions of all chromosomes, as these gene loci lie in the immediate proximity to the spindle fiber loci.

13. The present work leads us to distinguish in the inert region of the X-chromosome three parts arranged as follows (from distal to proximal): 1) «free» inert region; it containes some gene duplicatione, one of the functions is to produce great quantity of chromatine in metaphase; 2) inert region with genes in corresponding regions of other chromosomes (especially in that, of the IV); 3) spindle fibre region; it takes a passive part in the organization of the chromocenter.

14. The X- and the IV chromosomes have probably two arms. The second arm of the X-chromosome is very small, being represented by an element consisting of 3—4 dises. Its distal part does not show any tendency to be associated with the chromocenter.

The second arm of the IV chromosome consists only of dises of the inert region and is most frequently associated with the inert region of the left arm of the III chromosome. The active arm of the IV chromosome has a short inert region showing homology to the inert region of the X-chromosome. As the whole length of the inert parts of the IV chromosome in salivary glands in almost equal to the length of its active part, we can suppose that in metaphase the IV chromosome must consist almost exclusively of the inert material.

Institute of Genetics.
Academy of Sciences.
Moscow.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. Я. КРАЕВОЙ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПОЛУЧЕНИЕ МУТАЦИЙ У РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком УАН* А. А. Сапегиным)

Статья представляет собою сводку мировой литературы в области экспериментального получения мутаций у растений. До сих пор господствовал взгляд, что искусственно получаемые мутации у растений являются дефективными формами. В статье показано, что экспериментальным путем можно получить и прогрессивные, по отдельным полезным признакам, мутации. Это дает право больше экспериментировать в этой области.

I. Введение

Первые опыты с биологическим действием лучистой энергии проведены Шаудинном в конце прошлого столетия. С тех пор произведено большое количество экспериментов по вопросу влияния лучистой энергии на растительные и животные организмы. В 1908 г. Гейджер описал морфологические и цитологические изменения, вызванные лучами радия у растений. Он отметил замедление кариокинетического деления под влиянием лучей радия, в результате чего получается задержка в росте растений. Если же облучение делать слабыми дозами, то оно даже ускоряет кариокинетическое деление, дифференциация тканей идет быстрее и растение растет ускоренным темпом. В 1906 г. Тоуэр, действуя повышенной температурой, получил новые формы жуков. Он утверждает, что внешние факторы (в данном случае температура) действовали прямо на зародышевую плазму и тем самым вызывали изменения. Мак Дугел в 1905 г., инъецируя различные растворы в яйцеклетки растений, получил изменения, которых не было у родителей. Новые свойства растений передавались по наследству последующим генерациям. В 1906 г. он поставил более обширные опыты с энотерой (ослинник), применив большее число реагентов. В результате воздействия сульфата цинка он получил растение «F206», которое настолько отличалось от родительского типа, что его можно было признать за новое («a novice») растение.

Эта форма была проверена в трех генерациях и передавала свои признаки потомству; кроме того, она не скрещивалась с исходной родительской формой, несмотря на то, что они росли тут же рядом.

Потом были взяты растения: *Opuntia*, *Cereus*, *Mentzelia*, *Argemone*, *Nicotiana*, *Eschscholtzia* и *Pentstemon*, на них были испытаны в различных пропорциях растворы: нитрата кальция, сульфата цинка, иодистого калия, метиленовой сини. В результате таких воздействий у *Cereus* появилось несколько проростков, совсем отличных от родительского типа. Автор говорит, что подобным образом могут влиять и другие внешние факторы, например эманация радия, рентгеновы лучи и различные виды радиоактивной энергии. Мак Дугел полезных мутаций не получил, так как измененные им растения были менее стойки к климатическим невзгодам, чем родительский исходный тип.

После этих опытов было проведено много экспериментов по влиянию лучистой энергии на растения, но все они носили больше физиологический, чем генетический характер. Только после знаменитых опытов Меллера ([52]), открывшего в 1927 г. точный способ экспериментального получения мутаций, посредством воздействия рентгеновых лучей, у плодовой мушки дрозофилы, многими исследователями были проведены точные опыты с растениями. Первые опыты в такой постановке были проведены Стедлером ([70]) с ячменем. Он облучал рентгеновыми лучами проростки ячменя и получил три типа мутаций (табл. 1), которые были представлены различными хлорофильными дефектами: а) альбиносы, б) проростки «виресцент» (при проявлении бесцветные, потом постепенно приобретающие бледно-зеленый цвет) и в) желтые проростки. Альбиносы, исчерпав запасы питательных веществ семени, умирают. Проростки типа виресцент при хорошем уходе могут жить долго, но растут и развиваются очень медленно. Типы альбиносов и виресцент были известны уже и раньше у ячменя, они подчиняются менделевским законам. Тип желтых проростков появляется на свет зеленым, потом принимает промежуточную окраску, затем желтеет и вскоре отмирает. Эти три типа мутантов были найдены в потомстве, состоящем из 77 колосьев.

Условия облучения в проведенных Стедлером опытах были следующие: 75 kV и 54 kV; в пределах этих напряжений были взяты тяжелые и легкие дозы (табл. 1). Тяжелые дозы дают гораздо больше мутаций, чем легкие. В графе «тяжелая доза» для высшего и низшего напряжения получено 12 мутантов, в то время как для легких доз получено только 2 мутанта. В сумме получено 14 мутантов на 1243 облученных проростка, в то время как в контроле на 1341 растение нет ни одного мутанта. Путем воздействия лучей радия на проростки ячменя Стедлер получил на 1039 облученных растений 3 мутанта: 2 альбиноса и 1 виресцент (табл. 1).

Таблица 1

Частота возникновения мутаций под воздействием лучей Рентгена и радия у ячменя (по Стедлеру, 1928)

	Дозы и характер облучения	Общее число подопытных растений	Число проявившихся мутантов
Облучение рентгеновыми лучами	Высший вольтаж, тяжелая доза	210	6
	Легкая доза, низший вольтаж	259	1
	Тяжелая доза	494	6
	Легкая доза	280	1
	Сумма облученных	1243	14
Облучение радием	Общее количество для всех доз	1039	3
	Контроль	1341	0

Таким образом Стедлер показал, что рентгеновыми лучами можно вызывать мутации и у растений. Его опыты подтвердили также, что и радий является мутагенным реагентом (табл. 1).

II. Физико-химические факторы, вызывающие мутации

Вполне естественно, что после опытов Меллера, Стедлера и других исследователей возник вопрос, не могут ли и другие физические и химические факторы, кроме рентгеновых лучей, вызывать мутации у растений и животных. Было проведено много экспериментов, которые и дали на этот вопрос положительный ответ.

Опыты, проведенные Линдстромом [46], Гудспидом и Эвери [20], Штуббе [77], Бухгольцем и Блекслн [9] по действию лучей радия на томаты, дурман и львиный зев, показали, что эти лучи представляют собой довольно мощный мутагенный реагент. Получено много как генных, так и хромосомных мутаций. Гейджер и Блекслн под действием лучей радия [15] получили хромосомные и генные мутации у дурмана. Хенсоном [21] и Хенсоном и Хейсом [22, 23, 25] под действием лучей радия получены также летальные мутации (изменения, вызывающие смерть организма) у плодовой мушки дрозофилы. Эти опыты дают исчерпывающий ответ на то, что лучи радия представляют довольно мощный мутагенный реагент.

Первые опыты с ультрафиолетовыми лучами [1] показали, что

последние не являются таким эффективным реагентом, как рентгеновы лучи, но в дальнейшем ([2, 3]) оказалось, что ультрафиолетовые лучи могут вызывать наследственные изменения. На 11502 мушки дрозофилы, родители которых подвергались облучению, Альтенбург получил 34 мутанта, в то время как в контроле на 11162 мушки было только 3 мутанта.

Мак Дугел ([47, 48]), действуя ультрафиолетовыми лучами, получил наследственные изменения у *Chilodon*. Миддлетон ([51]), облучая ультрафиолетовыми лучами парамеции, получил наследственные изменения. Штуббе ([75, 78]) также, при помощи ультрафиолетовых лучей, получил наследственные изменения у львиного зева. Итак, можно считать доказанным, что ультрафиолетовые лучи являются фактором, вызывающим мутации как у растений, так и у животных.

Стедлер ([72]) испытал действие электромагнитных волн на ячмень и Спреге ([69]) на кукурузу; результаты оказались положительными: получены наследственные изменения. Применение электростатических колебаний ([33, 67]) и звуковых волн ([31]) высокой частоты с целью вызвать наследственные изменения у дрозофилы дало отрицательные результаты. Повышенная температура также вызывает мутации. Хиорт ([32]), Пето ([61]) и де-Моль ([58]), применяя температурные воздействия, получили у львиного зева, кукурузы, ячменя и гиацинта много генных и хромосомных мутаций.

Температурные воздействия на дрозофилу ([62, 63, 38, 39]) также дали положительные результаты: получены наследственные изменения.

Применение различных физико-химических факторов (центрифугирование, намачивание в различных растворах солей) с целью вызвать наследственные изменения у растений (львиный зев) дало положительные результаты ([6, 7, 75, 76]): получен целый ряд интересных мутантов.

Существенный интерес представляет вопрос специфики мутагенных реагентов. Стедлер ([72]) применял различного рода радиацию для получения мутаций у ячменя и кукурузы, например γ-лучи радия (длина волны от 009 Ångström) и пограничные лучи Буки, или ультрамягкие рентгеновы лучи, генерированные при 7 kV, длина волны от 2 до 4 Ångström. Характер мутаций во всех случаях был одинаков, специфического действия реагентов не обнаружено.

Де-Моль ([55, 56, 57]), воздействуя рентгеновыми лучами на луковицы гиацинтов, получил различные вариации в окраске цветков. Во второй серии опытов он действовал повышенной температурой; но результаты получились такие же, т. е. специфики реагента не обнаружено. По силе действия реагенты можно распределить в следующий, нисходящий ряд: лучи Рентгена, радий, ультрафиолетовые лучи, температурные воздействия, химикалии, центрифугирование.

Неодинаково также действует тот или иной мутагенный реагент на различные виды и вообще биотипы одного и того же растения. Например, Хорлахер и Киллоу ([36]) облучали рентгеновыми лучами краснолистый и зеленолистый хлопчатник. Краснолистый хлопчатник совсем не реагировал на облучение, в то время как растения с зелеными листьями дали много изменений (форма листьев, окраска, число семядолей). Сапегин ([66]) облучал рентгеновыми лучами пшеницу «Меланопус» 00122 одесской и 0079 краснокутской селекции. Дозы и все прочие условия были одинаковы. Сравнивая результаты облучения с таковыми у мягкой пшеницы, он пришел к заключению, что у мягкой пшеницы ([66a]) после облучения в первом поколении получается большое разнообразие и резкая монотонность в последующих поколениях, в то время как у твердой пшеницы в первом поколении разнообразие незначительное. Таким образом он приходит к выводу, что разные биотипы под влиянием рентгенооблучения мутируют по-разному. Здесь уже проявляется специфика объекта, на который воздействуют лучи.

Лучи Рентгена вызывают много мутаций, но возник вопрос, нельзя ли повысить еще больше их эффективность. Исходя из того, что абсорбция лучей Рентгена увеличивается приблизительно в отношении 4-й степени атомного номера абсорбируемого элемента, Стедлер ([70]) намачивал семена, подлежащие облучению, растворами солей тяжелых металлов (бария, свинца, урана). Результаты этого облучения представлены в табл. 2.

Таблица 2

Комбинированное действие рентгеновых лучей и солей тяжелых металлов на семена ячменя (по Стедлеру, 1928)

Воздействие		Число растений	Число мутаций
радиация	химическое		
х-облучение	Ba $(NO_3)2$	136	9
»	Pb $(NO_3)2$	133	9
»	UO_2 $(NO_3)2$	194	11
»	Нет	72	2
Не облученные	UO_2 $(NO_3)2$	53	0
» »	Нет	76	0

Из табл. 2 видно, что числа мутантов в серии, обработанной солями тяжелых металлов, значительно выше, чем в контроле, но все-таки они статистически недостаточны для того, чтобы можно было это утверждать. В этом направлении проведено еще мало работ, но и они говорят о том, что эффективность рентгеновых

лучей при помощи солей тяжелых металлов не увеличивается. Опыты Ф. А. Письменко (не опубликованные) с ячменем, проведенные в Украинском институте селекции, не подтверждают данных Стедлера. Опыты Медведева ([50]) с мушкой дрозофилой как будто бы дали положительные результаты, но дальнейшие опыты (не опубликованные) не подтвердили первых данных. Из этих немногих опытов видно, что эффективность рентгеновых лучей, путем комбинированного действия с солями тяжелых металлов, повысить не удается.

III. Характер изменений, вызываемых лучистой энергией и другими физико-химическими факторами

Почти все наследственные и ненаследственные изменения можно вызвать экспериментальным путем, воздействуя на растение, в различных стадиях его развития, различными физико-химическими факторами. Так, лучи Рентгена ([41]) и радия ([16]) вызывают у растений самые разнообразные изменения фенотипа; в большинстве случаев они не наследственного характера или же относятся к длительным модификациям. Многочисленные изменения внешнего облика (фенотип) растения в специальной литературе носят название рентгеноморфозов и радиоморфозов, в зависимости от того, каким реагентом они вызваны. Ни рентгеноморфозы, ни радиоморфозы по наследству не передаются, но у некоторых растений, которые можно размножать отводками, черенками и другими способами вегетативного размножения, их можно сохранить.

Много изменений, и очень разнообразных, вызывают рентгеновы лучи и другие физико-химические факторы в хромосомных наборах клеток растений. Большинство этих изменений, часто ненаследственные, так же быстро исчезают, как и появляются, но есть изменения хромосом ([45]), которые, раз возникнув, стойко передаются из поколения в поколение, следовательно, они наследственные.

Бергнер, Сатина и Блексли ([8]), действуя лучами радия на половые клетки дурмана, получили хромосомные ненормальности. Они наблюдали образование колец из 4 хромосом и пришли к выводу, что это указывает на то, что хромосомы обмениваются частями хроматина, обмен же частями хроматина может вызвать мутацию. При цитологическом анализе ([12, 13, 17–20, 64]) половых и соматических клеток растений табака и пшеницы, подвергавшихся действию рентгеновых лучей, обнаружено много аномалий, таких, как отставание хромосом, получение половых клеток с меньшим и большим числом хромосом, чем у нормальных, неслияние и нерасхождение хромосом. Эти изменения представляют большой интерес, так как они ведут к образованию новых комбинаций хромосом, что в свою очередь нередко ведет к образованию новых типов растений.

Навашин ([59]) облучал рентгеновыми лучами намоченные в течение

20 час. семена *Crepis*. У растений, выросших из этих семян, было около 60% морфологических аномалий. Все изменения относятся к дислокациям (дробление хромосом на части, присоединение части одной хромосомы к другой и др.), и не наблюдалось ни одного случая квантитаций (увеличения или уменьшения числа хромосом). Левитский с сотрудниками ([43, 44]) облучал рентгеновыми лучами проростки ржи и *Crepis*. По прошествии нескольких дней после облучения наблюдалось большое количество фрагментаций (дробление хромосом на части), потери частей хромосом и транслокации (присоединение одной оторвавшейся части хромосомы к другой). То же самое было получено многими другими исследователями.

Такие изменения хромосомного набора растений, которые быстро исчезают и не передаются по наследству, не представляют практического интереса. Те же изменения хромосомного набора, которые устойчивы и передаются от одного поколения к другому, т. е. наследственны, представляют большой интерес как в практическом, так и в теоретическом отношении. Такие изменения получены у *Crepis*. Эти изменения относятся к транслокациям. Выведены расы *Crepis* ([45]) с различными типами транслокаций. Такие транслокации представляют особый интерес в том случае, когда мы хорошо знаем хромосомы растения, а также знаем, в какой хромосоме находятся гены, обусловливающие полезные признаки растения. В таком случае, облучая растение, мы сможем переносить из одной хромосомы в другую гены и создавать такие комбинации генов, которые нам желательны. Правда, здесь нужно отметить, что произвольно изменять определенные гены мы еще не умеем, но и эта возможность, вероятно, будет со временем осуществлена.

Большой интерес представляют морфологические изменения, вызываемые рентгеновыми лучами, лучами радия, температурными воздействиями и другими факторами, в том случае, когда они носят наследственный характер. Особенно интересны те изменения, которые непосредственно или посредственно, как это увидим дальше, представляют практический интерес. К сожалению, большинство до сих пор полученных мутаций не являются непосредственно практически ценными. Но все-таки в практике экспериментального получения мутаций имеются уже случаи практически ценных изменений, на которых мы остановимся дальше.

IV. Зависимость между интенсивностью воздействия физико-химических факторов и числом возникающих мутаций

В настоящее время установлено, что имеется определенная зависимость между дозами воздействия и числом получаемых мутаций. Стедлер ([71]), облучая рентгеновыми лучами ячмень, установил, что с повышением дозы увеличивается число мутаций. Данные Стедлера

о прямой зависимости процента мутаций от дозировок у ячменя подтверждаются некоторыми исследователями и на других объектах. Хенсон ([21]), Хенсон и Хейс ([22, 23]) установили тесную зависимость между продолжительностью облучения, дозами радия и числом мутаций у плодовой мушки дрозофилы. То же самое показали Хенсон и Хейс ([24]), Хенсон и Стэнтон ([26]) и Хенсон, Хейс и Стэнтон ([27]) на той же мушке, применяя рентгеновы лучи. Также Оливер ([60]), облучая рентгеновыми лучами мушку дрозофилу, наблюдал числа мутаций, свидетельствующие о прямой зависимости между дозами и процентом мутаций. Проведенные опыты Штуббе ([79]) с львиным зевом показывают, что прямой зависимости между дозами и числом мутаций нет. Дозы были взяты следующие: 100, 200, 400, 800, 1600 и 3200 r[1]. Результаты он получил такие: увеличение числа мутаций до 400 r шло пропорционально дозе, потом от 400 r процент мутаций начинает падать и при 3200 r опять начинает подниматься. Вследствие того, что результаты его опытов противоречат данным других исследователей, он пытается объяснить это явление различной степенью чувствительности генов в различных участках хромосом. Одни гены мутируют при 400 r, а другие начинают мутировать только при 3200 r. Действительно, он приводит пример, что при дозе 3200 r вновь появившихся генов было 75% и только 25% было старых генов, которые появлялись уже раньше. Из этого видно, что о прямой зависимости между величиной дозы и числом возникающих мутаций говорить трудно: не всегда она наблюдается. Нам кажется, что все-таки трудно, чтобы живой организм давал ответную реакцию на то или другое воздействие в прямо пропорциональных отношениях,— ведь организм — подвижная система, и в течение самого воздействия его молекулярные группировки соответствующим образом перестраиваются, и уже только в силу этого не может быть получена ответная реакция организма в прямо пропорциональных отношениях, в чем бы они ни выражались, числом ли мутаций, или другими какими-либо изменениями организма.

Таким образом это соображение говорит за то, что разные организмы должны реагировать в этом отношении по-разному.

Количество мутаций, которое получается под влиянием различных мутагенных реагентов, зависит от многих условий, в которых находится организм; главнейшие из них: а) физиологическое состояние организма, б) возраст половых клеток, в) смена фаз развития (вегетативная, репродуктивная) и г) пол (мужской, женский).

В свое время было установлено ([30]), что действие лучистой энергии на зрелые половые клетки дает больше мутаций, чем при влиянии на незрелые половые клетки.

[1] r — единица измерения лучистой энергии, которая падает на облучаемый объект.

Проведенные опыты ([81]) с мушкой дрозофилой показывают, что при действии как на зрелую сперму, так и на незрелые половые клетки число мутаций получается одинаковое. Однако последние данные ([84, 85]) этих опытов не подтверждают.

Гудспид ([16, 17]) установил, что действие рентгеновых лучей на зрелую пыльцу табака вызывает поразительное разнообразие фенотипических изменений. Исходя из этого, он думает, что облучение зрелых пыльцевых зерен может дать много изменений генного порядка, которые будут наследственными. Изменения затрагивают как вегетативные, так и репродуктивные органы: число листьев, форму листьев, иннервацию листьев, положение органов цветка, форму рыльца, число семенных гнезд и др. Однако его же опыты не подтверждают этого предположения. Растения, которые при облучении имели зрелые пыльцевые клетки, а также зрелые яйцеклетки, при облучении в течение 10 мин. (условия облучения: 50 kV, 2.8 mA, расстояние от антикатода 30 см) дали 5% и при облучении в течение 20 мин. 15% изменений. Облучение незрелых пыльцевых зерен и яйцеклеток в течение 20 мин. дало 45% изменений. Отсюда Гудспид делает вывод, что облучение половых клеток в стадии мейозиса (образование половых клеток) дает гораздо больше изменений, чем облучение зрелых половых клеток. Данные Сапегина ([64, 66]) по пшеницам говорят о том, что мутаций и хромосомных аберраций получается больше при облучении зрелой пыльцы.

Из приведенных опытов видно, что по этому разделу мутаций получаются противоречивые данные. Нам кажется, это происходит вследствие того, что, во-первых, не все исследователи применяли одинаковую методику облучения и, во-вторых, применялась неодинаковая методика учета возникающих мутаций. Кроме того, не все организмы должны следовать одному правилу, разные организмы, по всей вероятности, должны по-разному и реагировать.

Число мутаций зависит также от того, в каком физиологическом состоянии находится облучаемое растение. В настоящее время имеются опыты, дающие на этот вопрос довольно исчерпывающий ответ. Стедлер ([71]) облучал рентгеновыми лучами покоящиеся семена ячменя, в результате чего получил мутации, но их количество было гораздо ниже, чем у прорастающих семян. Отсюда он делает вывод, что покоящиеся семена более устойчивы против рентгеновых лучей, чем прорастающие семена. Количество мутаций на r-единицу было в 8 раз больше у прорастающих семян, чем у покоящихся. Им же проведены опыты облучения семян ячменя при повышенной температуре, но сколько-нибудь значительной разницы как в покоящихся, так и в прорастающих семенах не получено.

Гудспид ([17]) облучал как сухие семена, так и проростки различных видов табака и установил, что сухие семена очень устойчивы,

и летальной (вызывающей смерть) дозы не нашел. Проростки дают летальный эффект, и получаются изменения, но эти изменения преходящие. Что касается генетического эффекта, то им установлено, что действие рентгеновых лучей на сухие и смоченные семена (по продуктивности, форме листьев, окраске цветков) дает такие же результаты, как и облучение половых клеток. Действие рентгеновых лучей на сухие и смоченные семена дает наследственные изменения (мутации) и хромосомные перегруппировки, но не дает заметного морфологического эффекта, в то время как облучение прорастающих семян (при тех же условиях) дает, кроме генных и хромосомных мутаций, внешний морфологический эффект.

Де-Моль ([55, 56, 57]), облучая луковицы гиацинтов (дозы: 50, 100, 200, 300 kV), получил у образующихся цветков различные аберрации (уклонения) в окраске. Наибольшее количество изменений получалось, когда луковицы облучались в момент активного деления клеток. Таким образом экспериментальные данные говорят за то, что изменения у растений как наследственного, так и ненаследственного характера возникают под влиянием физико-химических факторов, в периоды наибольшей их жизнедеятельности. Имеются данные ([78]), которые указывают на то, что число возникающих мутаций, при воздействии рентгеновых лучей на соматические клетки растений, получается больше, чем при таком же воздействии на половые клетки. Однако это не совсем так. Нам кажется, это — результат впечатления от множества возникающих морфологических изменений, которые часто носят временный характер и в дальнейших поколениях, в большинстве случаев, совершенно исчезают. Наши работы ([41, 42]) это подтверждают. Некоторыми исследователями установлено ([53, 68]), что частота возникновения мутаций у различных полов, под влиянием рентгенизации, не одинакова. Штуббе ([78]), облучая рентгеновыми лучами мужские и женские гаметы (половые клетки) львиного зева, нашел, что число наследственных изменений (мутаций) у мужских гамет выше, чем у женских, число же ненаследственных изменений,наоборот, ниже у мужских гамет. Гудспид ([17]), на основании своих опытов, предполагает, что облучение рентгеновыми лучами яйцеклеток (женские половые клетки) должно дать наибольше мутаций, так как, по всей вероятности, большая часть хромосомных изменений в пыльцевых клетках (половые мужские клетки) приводит к гибели гамет, что в меньшей мере наблюдается в яйцеклетках.

Для мушки дрозофилы установлено ([53, 68]), что личинки самца более чувствительны к облучению рентгеновыми лучами, чем личинки самок; то же установлено Вайтингом и Бостианом ([83]) для паразитических ос.

Под влиянием различных физико-химических факторов не все гены

одинаково мутируют: одни реже, другие чаще. Например, Стедлер ([73]) установил, что при воздействии рентгеновых лучей на половые клетки кукурузы различные гены проявляют различную частоту мутирования. Частота рецессивных мутаций была определена для хорошо известных генов: окраски алейронового слоя зерна (C), желтых летальных проростков (L), красного алейронового слоя зерна (Pr), окраски растения (R), сморщенного эндосперма семян (Sh), сахаристого эндосперма (Su), воскового эндосперма (Wx) и желтой окраски эндосперма (Y). Для всех этих генов были получены мутации, за исключением (Wx), для которого не было получено мутаций на 2 млн. проверенных гамет. Для других семи генов частота мутирования на 1 млн. гамет вариировала от 400 для гена R и меньше одной для гена Sh. Штуббе ([78]), облучая рентгеновыми лучами львиный зев, установил, что разные гены мутируют неодинаково, например ген, обусловливающий форму цветка, трудно поддается мутированию, в то время как другие гены более реагируют на облучение. Из этих данных видно, что явление мутирования представляет собой довольно сложный процесс, который зависит от очень многих условий.

V. Зависит ли число возникающих мутаций от числа хромосом?

Стедлер ([72]) облучал рентгеновыми лучами овес и пшеницы с различными числами хромосом и установил, что с увеличением числа хромосом число мутаций уменьшается. Он принимает гипотезу Винге, которая заключается в том, что высшее число хромосом получается путем удвоения наборов хромосом при скрещивании между видами с меньшим числом хромосом. Исходя из этого, Стедлер предполагает: если число хромосом у пшеницы и овса удваивается и утраивается (основное число 7 хромосом), то гены также удваиваются и утраиваются, иначе говоря, одни и те же гены повторяются. Например, у пшеницы-однозернянки имеется 14 хромосом (7×2), значит, ген A (окраска зеленого цвета) находится в одинарной дозе, у двузернянки имеется 28 хромосом, значит, ген A у нее повторяется 2 раза (AA), и у мягкой пшеницы 42 хромосомы, значит, ген A у нее повторяется 3 раза (AAA). Отсюда формула обыкновенной мягкой пшеницы по этому признаку будет следующая:

$$\frac{A_1\ A_2\ A_3}{A_1\ A_2\ A_3}{}_1.$$

Если, например, ген A_1 мутирует к a_1 (от зеленой окраски к желтой), тогда получим формулу растения такую:

$$\frac{A_1\ A_2\ A_3}{a_1\ A_2\ A_3},$$

[1] Каждый ген находится в двойной дозе потому, что один приходит в растение от матери, а другой от отца. В генетике такие гены называют аллеломорфами.

где a_1 себя не сможет проявить, так как его покрывают другие, еще не мутировавшие гены A_2 и A_3, и растение остается таким же зеленым, как и было. Для того чтобы растение изменилось (из зеленого стало желтым), нужно, чтобы в одной клетке одновременно мутировали гены A_1, A_2 и A_3, но такое совпадение кажется весьма мало вероятным. Такая, вкратце, аргументация Стедлера привела его к гипотезе умножения (редупликации) генов, предотвращающих мутирование у овса и пшеницы, по мере увеличения числа хромосом. Свое предположение Стедлер подтверждает данными, которые мы приводим ниже (табл. 3 и 4).

Таблица 3

Частота вызванных мутаций у овса (по Стедлеру, 1928)

Виды овса	Число хромосом	Частота мутирования в зависимости от времени облучения (в минутах)					Число мутаций на r-единицу
		5	10	20	30	40	
A. brevis	14	0/268	0/24	2/51	3/39	0/12	4.1 ± 1.2
A. strigosa	14	2/444	3/348	1/101	1/44	2/38	2.6 ± 0.6
A. byzantina	42	—	0/116	0/116	0/64	0/55	—
A. sativa	42	—	0/133	0/124	0/101	0/55	—

Из вышеприведенной табл. 3 видно, что обыкновенные наши 42-хромосомные культурные овсы (*A. byzantina* и *A. sativa*) не дали мутаций, в то время как дикие овсы (*A. brevis* и *A. strigosa*) с 14 хромосомами дали мутации. Мутации были получены такие: у *A. brevis* альбиносы (3 случая), бледножелтые (2 случая); у *A. strigosa* альбиносы (2 случая), бледнозеленые (2 случая), зеленовато-желтые (2 случая), остальные полосатые и буроватые. Все перечисленные мутации, за исключением бурой окраски, встречаются у овса и в обыкновенных естественных условиях.

Таблица 4

Частота вызванных мутаций у пшениц (по Стедлеру, 1929)

Виды пшениц	Число хромосом	Частота мутирования в зависимости от времени облучения (в минутах)				Число мутаций на 1-единицу
		10	20	30	40	
T. monococcum	14	4/133	—	—	—	10.4 ± 3.4
T. dicoccum	28	0/61	1/26	0/20	—	2.0 ± 1.3
T. durum	28	0/55	3/237	1/73	2/79	1.9 ± 0.5
T. vulgare	42	0/52	0/17	0/377	0/299	0

В табл. 4 приведены данные Стедлера по мутированию пшениц. Из таблицы видно, что мутации возникают у пшениц 14- и 28-хромосомных, в то время как у 42-хромосомной пшеницы мутаций не получено. Типы мутаций были следующие: у однозернянки альбиносы (2 случая) и желто-зеленая окраска растений, у двузернянки получена только 1 мутация типа альбиносов. У твердой пшеницы получено 6 мутантов, которые распределяются по типам изменений так: желтые (3 случая), остальные светложелтые, альбиносы и сморщенные. Стедлер думает, что приведенные им данные хорошо гармонируют с выдвинутой им гипотезой и целиком ее подтверждают.

Но имеются данные, которые противоречат гипотезе Стедлера. Например, Гудспид ([19]) облучал рентгеновыми лучами малохромосомные табаки (18 и 24 хромосомы) и параллельно с ними — многохромосомные (48 хромосом). Предварительно он рассуждал так: если табак имеет мало хромосом, значит, его генная конституция будет проще, чем у табака с большим числом хромосом. Однако это оказалось не так; полученные изменения (длина и ширина листа, плодовитость) у малохромосомных табаков были похожи на таковые у многохромосомных. Кроме того, малохромосомные виды табака обладали большей стойкостью при облучении, так как они давали незначительное число мутаций.

Кроме того, нужно отметить, что Стедлер в больших масштабах облучал пшеницы и овес лишь в стадии проростков и сухих семян, половые клетки он облучал в незначительных масштабах. В настоящее же время многими экспериментами установлено ([64, 12]), что при облучении половых клеток получается гораздо больше мутаций, чем при облучении соматических клеток. Так что вопрос частоты мутирования у малохромосомных и многохромосомных растений не является окончательно решенным и требует дальнейшей проверки.

VI. Можно ли экспериментальным путем получить полезные мутации?

Предварительно нужно отметить, что термин «полезный» вообще довольно условный, так как не все то, что у растения имеется положительного в отношении биологической приспособленности, является полезным в хозяйственном отношении, и наоборот. В большинстве случаев растение, имеющее хорошую биологическую приспособленность, обладает плохими качествами культурного растения, а культурное растение, обладая хорошими хозяйственно-полезными качествами, часто имеет слабую биологическую приспособленность. Мы под полезными мутациями понимаем такие наследственные изменения, которые делают растение в экономическом отношении более значимым, чем исходная форма, из которой оно получено.

Полезных мутаций как в биологическом, так и в экономическом отношении получено очень мало; в большинстве случаев получаются

различные уродливые формы, которые отмирают. Если мы сумеем получать экспериментальным путем мутации, которые будут иметь бо́льшую биологическую приспособленность к окружающим условиям, чем исходная форма, то этим самым мы разрешим вопрос экспериментального воздействия на ход эволюции растительных форм, т. е. получим возможность управлять развитием растений.

До сих пор экспериментальным путем еще никто не получил таких мутаций, которые были бы более совершенны в борьбе за существование, чем исходные формы. На основании этого, конечно, нельзя утверждать, что такие мутации не могут быть получены. До сих пор никто еще не провел обширных опытов с тем или иным родом растения во всем его разнообразии. Большинство исследователей, проводивших опыты по экспериментальному получению мутаций, имели дело с единичными представителями того или другого рода и, конечно, не могли наблюдать всего того разнообразия, которое можно было бы получить при более широкой постановке опытов.

Несмотря на то, что опыты всеми исследователями проводились не в больших масштабах, все-таки некоторые полезные мутации у культурных растений получены. На них мы сейчас коротко и остановимся.

Сапегин ([64, 66a]) облучал рентгеновыми лучами озимые и яровые пшеницы. Наибольший эффект был получен при дозе 2500 г. Сотни потомков проявляли изменения в различных направлениях. Большинство мутантов представляли собой стерильные растения вследствие нарушения правильных хромосомных отношений. Многие из мутантов, в морфологическом отношении, являются дефективными, но встречаются отдельные мутации, представляющие практический интерес.

Мак Кей и Гудспид ([49]) облучали рентгеновыми лучами пыльцу хлопчатника и этой пыльцой опыляли кастрированные цветки. От увеличения дозы уменьшался процент плодущих растений. Из 150 полученных семян выросло только 21 растение; многие из этих растений были резко морфологически отличны от исходной формы. Получены растения со скрученными и деформированными рыльцами, с неправильным жилкованием листьев, неполными цветками и карлики. Наиболее интересным является изменение признака прикрепления волокон к зрелым семенам. У исходного сорта волоконца прикреплены к семени (в его зрелом состоянии) и отделяются от семян обыкновенно джинами. Из 10 растений 2 оказались такими, у которых волокна были совершенно не связаны с семенем в зрелом состоянии, иначе говоря, были получены «голые семена». Ни у одного контрольного растения такого явления не наблюдалось.

Хорлахер и Киллоу ([34, 35, 36, 37]) подвергали воздействию рентгеновых лучей сухие семена американского упланда (хлопчатник).

Вследствие облучения возникло много тератологических форм. Получено много карликовых форм. Возникали 3-семядольные и 1-семядольные растения, в различной степени сморщенные листья, пестролистость: а) сплошные пятна и б) крапины, например на зеленом фоне белые пятнышки. У хлопчатника, который подвергался облучению, листья бывают: а) нормальные (неглубокие выемки) и б) вильчатые (глубокие вырезки).

Когда облучались семена вильчатолистой формы, то первое поколение имело листья промежуточной формы между нормальными и вильчатыми. Во втором поколении выщепилось 1 растение с нормальными листьями, т. е. мутировало от вильчатой формы к нормальной. Эту мутацию можно считать за положительное изменение, так как нормальные листья имеют большую поверхность для ассимиляции солнечной энергии.

Эти же исследователи подвергали облучению семена хлопчатника, который имеет бледнозеленые листья. Значительная часть растений, полученная из этих семян, имела зеленые листья. Эту мутацию также можно считать за положительное изменение, так как зеленые листья имеют больше хлорофила, нужного для ассимиляции, чем бледнозеленые.

Фиг. 1. Мутации ячменя, полученные посредством воздействия рентгеновых лучей: *а* — исходная форма, которая подвергалась воздействию лучей («Медикум» 046), *б* — безостый мутант и *в* мутант с большим колосом и колосковыми чешуями, несущими длинные ости

Ф. А. Письменко[1], посредством воздействия рентгеновых лучей, получил чрезвычайно интересные мутации у ячменя. Облучалась чистая линия «Медикум» 046 во время созревания мужских и женских половых клеток, а также в стадии проростков. В результате облучения получены следующие мутации: а) трубчатолистые растения с широкими остями, вместо нормального листа вырастает трубка, б) растения с редуцированными остями (фиг. 1, *б*) или же безостые, в) позднеспелые, имеющие искривленную соломину у основания колоса, г) растения с уплотненными колосьями и д) растения, несущие колос (фиг. 1, *в*) с колосковыми чешуями, снабженными довольно длинными остями (4—5 см).

Все отмеченные изменения передаются из поколения в поколение, т. е. они наследственны. В настоящее время имеется 4-е поколение.

[1] Неопубликованные данные.

Мутант, имеющий трубчатые листья, по утилитарным признакам несколько отличается от исходной родительской формы. В связи с тем, что у него листья выходят в виде трубки, развитие всего растения несколько задерживается, так как колос задерживается выходом из трубки; он выходит только после некоторых усилий, прободав эту закрытую трубку. Плодущесть его почти такая же, как и у исходной формы, например колос исходной формы имеет 22—26 колосков, то же самое число колосков и у мутанта. Величина зерен тоже одинакова.

Мутант с редуцированными остями (фиг. 1, *б*), характерный тем, что остей у него почти нет, вместо остей развиваются иногда нитевидные образования, которые в большинстве случаев при высыхании опадают. Таким образом практически эту форму можно считать безостой.

Возникшая позднеспелая форма характеризуется, во-первых, удлиненным вегетационным периодом и, во-вторых, свойством давать искривленную соломину у основания колоса, что напоминает несколько свойство твердой пшеницы.

Мутант с уплотненным колосом имеет колосовый стержень с укороченными члениками по сравнению с исходной формой, что и приводит к большему числу колосков на определенную единицу длины.

Мутант, несущий колосковые чешуи, снабженные большими остями, имеет довольно большой и длинный колос (фиг. 1, *в*). В колосе насчитывается в среднем 30 колосков, в то время как у исходной формы в колосе в среднем 24 колоска. Еще одна особенность морфологического порядка: в колосе этого мутанта развиваются до некоторой степени и боковые цветки, но они являются стерильными, и колос остается двурядным.

Из кратко описанных мутантов можно выделить два, заслуживающих, с утилитарной точки зрения, внимания, а именно: а) с редуцированными остями и б) с большим длинным колосом, несущим колосковые чешуи, снабженные большими остями.

Вывести безостый ячмень было мечтой многих селекционеров, но эта мечта не имела успехов. В данном же случае имеется безостая форма, полученная экспериментальным путем, которую можно считать если не сортом, то материалом для выведения такового.

Самым интересным мутантом является форма, дающая гораздо больший колос, чем исходная форма (фиг. 1, *в*). Кроме того, нужно отметить, что это растение (фиг. 2, *г*) несколько более развито по сравнению с исходной формой (фиг. 2, *а*).

Из всего вышесказанного видно, что при экспериментальном получении мутаций, наряду с возникновением в большинстве случаев уродливых форм, практически не имеющих ценности, появляются, правда, в редких случаях, и практически ценные мутации. Иногда

получаются мутации, практически не представляющие ценности, но когда их скрещивать [42] с исходной формой, то получаются растения, превосходящие обоих родителей. Этот пример говорит нам о том, что возможности экспериментального получения мутаций можно использовать не только прямо, но и посредственно.

Академик Сапегин [65] как-то писал, что пока нельзя рассчитывать на искусственное получение мутаций как на один из основных методов выведения новых сортов сельскохозяйственных растений. Основными методами выведения новых сортов остаются: а) выбор сортов, созданных самой природой, и б) получение сортов путем скрещиваний. С этим, конечно, нужно согласиться, но все-таки, поскольку имеются уже случаи получения полезных мутаций, нам нужно и этот путь формообразования максимально использовать в селекционной практике.

Фиг. 2. Мутации ячменя чистой линии «Медикум» 046: *а* — исходная форма (046), *б* — позднеспелый мутант, *в* — мутант с редуцированными остями (безостый) и *г* — мутант с большим колосом и колосковыми чешуями, снабженными довольно длинными остями

Таким образом мутирование представляет собой очень сложный процесс, в котором перекрещиваются очень многие условия, которых мы в абсолютном большинстве случаев не знаем, а потому еще и не в силах направить этот процесс в желательную для нас сторону. В эту сторону нужно направить поиски исследователей потому, что разрешение этого вопроса имеет огромный практический и теоретический интерес.

VII. Можно ли получить возвратные мутации?

Если ген мутирует в каком-либо направлении от его нормального состояния, то естественно было бы предположить, что этот же мутировавший ген при воздействии тех же или других реагентов мог бы мутировать в обратном направлении, к его исходному состоянию. В этом направлении были проведены соответствующие эксперименты, и оказалось, что такое предположение подтверждается.

Стедлер [71, 73], облучая половые клетки кукурузы, обнаружил интересное явление, которое он назвал «восстановление нехваток». У кукурузы при раннем развитии эндосперма у нормальных растений встречаются хромосомные нехватки («deficiency»). Это можно видеть на гетерозиготных семенах (химеры): когда имеется группа

сцепленных генов, тогда в одной части эндосперма их признаки проявляются, а в другой нет. Из 10 хромосом кукурузы 7 могут быть маркированы соответствующими генами, имеющими на эндосперме определенное фенотипическое выражение.

Из 5 хромосом каждая может быть отмечена одним из генов: R, Su, Y, Pr и A, 1—двумя сцепленными генами (Y и Bh) и 1 — тремя сцепленными генами (C, Sh и Wx). Эндосперм порядка химер был найден для каждой из 7 хромосом и в необлученном материале. Облучение рентгеновыми лучами вскоре после оплодотворения значительно повышает частоту нехваток в молодом эндосперме. Облучение пыльцы также вызывает нехватки. Если початок с генетической формулой shwx оплодотворит облученной пыльцой строения CShWx, то потеря доминантных генов даст некоторое количество семян с рецессивными признаками. В результате такой обработки получаются семена бесцветные, сморщенные и восковые (cshwx), также получается часть семян, потерявших C и Sh, а Wx остается. Наблюдалось и такое явление, когда отсутствовавшие гены возвращались обратно к нормальному своему состоянию, и это возвращение генов (раньше отсутствовавших) к нормальной активности Стедлер назвал восстановлением (recovery). На эндосперме, в котором была вызвана путем воздействия рентгеновых лучей нехватка, «recovery» появляется в виде маленьких пятнышек на непораженной нехваткой ткани (non deficient tissue). Случаи «восстановления» были установлены для 4 хромосом, отмеченных генами A, R, C, Wx и Pr. Такое «восстановление» можно было бы назвать обратной мутацией клетки, из которой возникает доминантный участок. Примеры такого возврата встречались и в спорофите. Когда присутствует фактор A, растение имеет антоциановую окраску, когда этот фактор отсутствует, растение имеет совершенно зеленую окраску. Облучалась пыльца, которой опылялись необлученные початки, из полученных семян было выращено 1011 растений, из которых 9 было с нехваткой для A (зеленые) и 1 растение было тоже зеленым, но имело на листьях резко очерченные полосы антоциановой окраски, но это растение имело дефективный вид и не дало зрелой пыльцы. Странно то, что в другом месте Стедлер ([71]) говорит о том, что рецессивная мутация есть результат разрушения гена.

Хорлахер и Киллоу ([35, 36, 37]) облучали рентгеновыми лучами сухие семена американского упланда *Gossypium hirsutum*. Условия облучения были следующие: 100 kV, 5 mA, расстояние от антикатода до облучаемого объекта 17 см. В результате воздействия возникло много тератологических форм; некоторые из них появились вследствие соматического мутирования. Получены карлики. Возникали 3-семядольные и 1-семядольные растения, в различной степени сморщенные листья, пестролистость (пятнистость и крапины), например

на листьях типа «виресцент» были зеленые, желтые и альбинотичные пятна. Хлорофильные нехватки были наследственные. Желтые проростки отмирали через две недели. У *Gossypium hirsutum* были получены формы с сильно рассеченными листовыми пластинками. Когда облучались семена этой с рассеченными листьями формы (nn), то в x_1 листья по форме были промежуточные между нормальными и рассеченными. В x_2 одно растение получилось с нормальными листьями, т. е. произошла мутация от n к N. Таким образом имеем случай обратного мутирования гена к его нормальному состоянию. То же самое получается ([35]) при облучении семян хлопчатника типа «виресцент», они мутировали к исходному состоянию — растения с зелеными листьями.

При выяснении вопроса, можно ли получить обратные мутации, существенным является то, что́ представляет собой мутация: разрушение или механическое изменение гена. Также важным является то, насколько тождественны искусственно полученные мутации таковым, возникающим спонтанно, или же они совсем от них отличны. Решение этих вопросов в ту или другую сторону внесло бы некоторую ясность в проблему обратного мутирования. Стедлер ([74]) в связи с этим ставит два вопроса: а) являются ли искусственно полученные мутации частично или целиком результатом механических изменений и б) можно ли считать их по своей природе сходными со спонтанно возникающими мутациями. Он установил, что искусственно вызванным мутациям присуще свойство летальности, в то время как аналогичные спонтанно возникшие мутации оказываются не летальными. Потом он напоминает, что в его материале не было случая обратного мутирования (у дрозофилы оно есть), и на основании этого делает вывод, что вызванные мутации являются нехватками («deficiency»). Он приводит большой материал (8000 растений), цитогенетическое исследование которого показывает, что мелкие хромосомные аберрации могут симулировать генные мутации («point mutation»). У кукурузы рентгеновы лучи увеличивают мутабильность только одного гена, остальные слабо затрагиваются; отсюда Стедлер делает вывод, что полученные искусственным путем мутации не могут представлять тех, которые возникают спонтанно.

Выше мы приводили данные Стедлера по мутированию некоторых генов кукурузы, когда так называемые «нехватки» мутировали к исходному состоянию, что он назвал «восстановлением нехваток». Нам кажется, что явление «восстановления нехваток», описанное Стедлером, представляет собой не что иное, как обратные мутации генов к их исходному состоянию. И говорить о том, что рецессивная мутация есть результат разрушения гена, как это делает Стедлер ([7]), не приходится. Его же экспериментальные данные не подтверждают такой точки зрения. Тимофеев-Рессовский ([80]) в своих работах

показал, что мутировавший ген в одном направлении может потом опять мутировать к исходному его состоянию (обратные мутации). Так что явление обратного мутирования в настоящее время можно считать доказанным как у растений, так и у животных. А если доказано явление обратного мутирования генов, то нельзя говорить о том, что мутирование гена сопровождается его разрушением. Если бы ген при мутировании претерпевал разрушение, то не было бы тогда чему мутировать обратно. Из всего вышесказанного вытекает следующее: мутирование сопровождается изменением гена, но не разрушением, причем это изменение нередко носит обратимый характер.

VIII. Искусственные мутации и вопросы эволюции

Вопрос о причинах эволюции растительного и животного мира начал обсуждаться уже давно. Были построены различные гипотезы. В 1916 г. вышла книга Лотси «Эволюция путем гибридизации». Сам заголовок книги говорит об ее содержании. По мнению Лотси, существует определенное количество генов, представленных различными формами растений. Эти числа генов, а также сами гены не подлежат изменению. Новые формы возникают благодаря перекомбинации существующих генов. Если принять гипотезу Лотси, то непонятно, как без изменения основной наследственной единицы (гена) может итти эволюция?

Из предыдущих разделов видно, что под влиянием различных физико-химических реагентов получается много мутаций, значит, ген изменяется часто. При дальнейших исследованиях было обнаружено, что получаемые искусственным путем мутации в абсолютном большинстве можно найти и в естественных условиях (спонтанные мутации).

Левитский с сотрудниками ([43, 44]) облучал рентгеновыми лучами проростки *Secale cereale* и *Crepis capillaris*. По прошествии нескольких дней после облучения они наблюдали фрагментации, потери частей хромосом и транслокации. Авторы предполагают, что и в естественных условиях возникают такие изменения хромосом, как им удалось получить искусственным воздействием рентгеновых лучей, и что, вероятно, такие изменения имеют место в эволюции.

Гудспид ([19]) облучал рентгеновыми лучами и лучами радия вегетативные и репродуктивные органы *Nicotiana tabacum* и *N. silvestris* и получил много различных хромосомных аномалий как в митозах, так и в мейозисе (фрагментации, делеции, увеличение числа хромосом). Хромосомные аномалии часто были связаны с изменением фенотипа растения в целом. Многие растения с отличной от контроля морфологией были трисомиками или моносомиками. Например,

увеличенный размер цветка сопровождался одной лишней хромосомой (моносомик).

Гудспид пришел к выводу, что изменения, подобные тем, которые вызываются рентгеновыми лучами, могут происходить и под влиянием внешних условий, а отсюда и таксономическое значение таких преобразований, бросающих свет на эволюцию определенных групп растений.

Де-Моль ([38]) подвергал длительному воздействию (3—6 месяцев) низкой температуры (3—5°) клубни диплоидного и тетраплоидного голландского гиацинта и наблюдал ненормальное срастание двух цветочных побегов, сильное разветвление цветочной кисти, появление у синих цветков розовых секторов и позеленение кончиков лепестков. Аномалии, которые он установил, ставят цветок в филогенетическом отношении на низшую ступень, например появление спирального расположения цветков, удлинение лепестков с появлением зеленой окраски, превращение элементов цветка в листья. Из этого видно, что экспериментальное получение мутаций может пролить некоторый свет на эволюцию растений.

Если бы мы в настоящее время могли получать такие мутации, которые нам желательны, и если бы при этом была определенная направленность при мутировании, то мы имели бы возможность не только познать движущие силы эволюции организмов, но и овладеть формообразованием растительных форм.

Йоллос ([38, 39]) опубликовал работы по воздействию повышенной температуры на мутационный процесс у мушки *Drosophila*. Он установил, что повышенная температура вызывает мутации.

Кроме того, он утверждает, что ему удалось путем действия повышенной температуры получить направленные мутации, т. е. при последующей обработке температурой мух, у которых уже получены мутации, последние усиливаются в том же направлении. Получается, таким образом, целый ряд постепенных переходов от одного состояния признака к другому. Он предполагает, что каждый ген находится в нескольких альтернативных состояниях, а потому такие направленные изменения не ограничены только теми генами, которые способны давать серию множественных аллелей; этим он частично пытается объяснить и само явление направленности. Направленные мутации не обязательно должны быть приспособленными к окружающим условиям, они так же, как и другие организмы, подвержены естественному отбору: наиболее приспособленные сохраняются и это дает им возможность продвинуться по пути развития к следующей ступени. Таким образом в конечном результате получается прямая линия, или ортогенетическая серия.

Утверждение Йоллоса, что высокая температура вызывает у дрозофилы ортогенетические серии мутаций, было бы верным, исходя

из его точки зрения, лишь в том случае, если бы все спонтанные мутации возникали под влиянием повышенной температуры. Но трудно себе представить такое положение, чтобы все мутации в природе возникали только под влиянием температуры: кроме повышенной температуры, есть много других факторов, как то: космические лучи, ультрафиолетовые лучи, пониженные температуры, которые также вызывают мутации.

Кроме того, исследования Плу и Айвса ([62, 63]), подвергавших дрозофилу воздействию высокой температуры, показывают, что никаких направленных мутаций нет. Не получали направленных мутаций также и другие исследователи. Все рассуждения Йоллоса о направленных мутациях и их значении в эволюции являются несостоятельными потому, что не все мутации в природе возникают под влиянием высоких температур, и потом никто больше из исследователей не получил направленных мутаций, кроме Йоллоса. Кроме того, если бы и была установлена такая закономерность для дрозофилы, то нельзя было бы делать обобщения до тех пор, пока это явление не было бы подтверждено и на других объектах.

Когда было установлено, что рентгеновы лучи, лучи радия и ультрафиолетовые лучи вызывают мутации как у растений, так и у животных, то возник вопрос, не появляются ли мутации и в естественных условиях, под влиянием космических лучей и земной радиации. Если бы указанные факторы вызывали мутации, тогда стал бы вопрос о роли этих факторов в эволюции животного и растительного мира. Для решения этого вопроса были предприняты соответствующие опыты, которые и дали частично положительный ответ.

Бэбкокк и Коллинс ([4, 5]) провели опыты в двух сериях с одной и той же линией мушки дрозофилы: одна серия была помещена в обыкновенных лабораторных условиях, другая серия помещалась в горах, где, по их предположению, должно быть более сильное естественное ионизирующее излучение. Интенсивность ионизации в обоих пунктах тщательно измерялась. В горах ионизация была значительно выше, чем в лабораторных условиях. Когда был проведен учет летальных мутаций, то оказалось, что в культурах, находившихся в горах, возникло 13 летальных мутаций на 2500 мух, в то время как в лабораторных условиях получено только 9 летальных мутаций на 3481 муху. Повышение процента мутаций в горах свидетельствует о наличии там условий, способствующих их возникновению.

Хэнсон и Хейс ([28, 29]) также провели опыты в двух местах: в каменоломнях, где была повышенная ионизация, и в обыкновенных условиях, и получили следующие результаты: в каменоломнях 7 летальных мутаций на 2860 мух и в контроле 1 на 1308 мух. Прове-

денные опыты показывают, что в горных районах, по всей вероятности, имеет место действие естественной радиации, которая и является причиной, обусловливающей возникновение повышенного процента спонтанных мутаций.

Меллер и Мотт-Смис ([54]) произвели соответствующие расчеты и показали, что естественная радиоактивность не в состоянии вызвать такую частоту мутаций, какая получена Бэбкокком и Коллинсом и Хэнсоном и Хейсом и какая вообще получается в естественных условиях. Надо думать, что, по всей вероятности, кроме естественной радиации на частоту возникновения спонтанных мутаций влияют и другие условия.

Вполне естественно, что после таких опытов возник вопрос о формообразующей роли естественной радиации.

Томас ([82]) подчеркивает, что, по Вавилову, в центрах формообразования наблюдается поразительное разнообразие различных форм растений ([10, 11]). Наибольшее видовое разнообразие и высокий процент эндемичных форм почти всегда приурочены к горным местностям. Томас предполагает, что такое большое разнообразие форм обязано, по всей вероятности, мутациям, возникающим под влиянием космических лучей.

Он указывает, что экспедициями Вавилова в Афганистане найдено 60 разновидностей мягкой пшеницы (*Triticum vulgare*), в Персии 52 разновидности, в Белуджистане 46 разновидностей, в то время как в Индии найдено 32 разновидности, в Монголии 31 разновидность и в Италии 12 разновидностей. Кроме того, в Афганистане было найдено 50 разновидностей плотноколосой пшеницы (*Triticum compactum*), и многие из этих разновидностей были эндемиками. Наиболее показательной оказалась группа твердых пшениц (*Triticum durum*), которая представлена в Абиссинии гораздо большим количеством форм, чем в Египте или Северной Африке. Из этих данных видно, что горные области Афганистана и Абиссинии обладают гораздо большим разнообразием форм пшениц, чем другие более низменные области. Известно, что горные районы Центральной Америки, от Чили до Мексики, очень богаты разновидностями кукурузы, картофеля, бобов, хлопчатника, плодовых деревьев, агав и многих декоративных растений. Эти растения часто можно находить на высоте 4000 м над уровнем моря (Перу).

Дельбрюк и Тимофеев-Рессовский ([14]) указывают на то, что предположение Томаса ([82]) кажется маловероятным по следующим причинам: а) многими экспериментами установлено, что число возникающих мутаций пропорционально степени ионизации, и на различных высотах должно соответственно получаться различное число мутаций, б) установлено, что число спонтанных мутаций получается гораздо больше, чем их могут вызвать космические лучи, и в) все виды

должны вести себя одинаково в отношении параллелизма спонтанных и искусственно вызванных мутаций, а также в отношении реагирования на большие и малые дозы.

Возникновение спонтанных мутаций некоторые исследователи объясняют и без наличия особых мутагенных реагентов во внешней среде ([14]). Например, в высокогорных районах растения попадают в чрезвычайно специализированные условия, которые благоприятствуют изоляции и отбору специально приспособленных форм. Здесь все-таки нужно отметить, что различными специальными условиями процесс мутирования, под влиянием космических лучей и других факторов, не снимается. Эти факторы, нам кажется, дополняют друг друга, вследствие чего получается еще большее разнообразие форм.

Томас ([82]), возражая Дельбрюку и Тимофееву-Рессовскому, говорит, что их положение: «спонтанные мутации можно объяснить без применения агентов, которые их вызывают», также нуждается в доказательстве. Ибо нельзя проводить сравнения в отношении мутационного эффекта между действием космических лучей и действием рентгеновых лучей, так как действие космических лучей в различных местностях и при различных условиях очень различно. И еще одно обстоятельство: некоторые виды растений являются морфологически стабильными, в то время как другие не обладают такой стабильностью и, конечно, будут по-разному реагировать на космические лучи.

Выше мы указывали, что эволюционное учение посредством перекомбинаций определенного количества генов и только является недостаточным. В настоящее время в генетике на основании экспериментальных данных принято, что эволюция растительного и животного мира базируется главным образом на мутациях и перекомбинациях генов.

Мы уже останавливались на том, что различные температуры (высокие, низкие) являются довольно мощным мутагенным реагентом. И те приблизительно 1—3% спонтанных мутаций, которые возникают у различных растений и животных, несомненно, обязаны воздействию температуры и естественной радиации. Если к этому прибавить еще изменения, вызываемые путем скрещиваний, то получится вполне достаточный материал для естественного отбора.

IX. Выводы и заключение

Каковы движущие силы эволюции растительных и животных форм? Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что за много тысяч лет до нашей эры растительный и животный мир был представлен совершенно другими формами. Как же это могло случиться, что в наши дни мы имеем дело с другими видами животных и растений? Детальные исследования палеонтологов показывают, что изме-

нения растений и животных шли в определенной последовательности: одни признаки исчезали, появлялись другие, исчезали целые органы, заменялись другими, и так шел процесс от начала возникновения жизни до наших дней.

Что заставляло организмы изменяться в ту или другую сторону, как возникающие изменения отражались на самом организме и как изменялся под влиянием окружающих условий сам организм? На все эти вопросы, в общей форме, был дан ответ Дарвином. Он установил, что возникающие у растений и животных изменения или подхватываются естественным отбором, или элиминируются как не выдержавшие в борьбе за существование. По Дарвину, изменения возникали под влиянием внешних условий; в настоящее время это понятие «внешние условия» мы можем до некоторой степени дифференцировать и сказать более точно, под влиянием каких именно условий или, вернее, агентов возникают наследственные изменения (мутации).

В предыдущих разделах мы уже останавливались на том, что на частоту мутаций влияют такие агенты, как: рентгеновы лучи, лучи радия, ультрафиолетовые лучи, космические лучи, высокая и низкая температуры, различные химикалии, центрифугирование и другие факторы. В настоящее время доказано, что все вышеупомянутые факторы вызывают мутации как у растений, так и у животных. Кроме того, они вызывают различные изменения в хромосомном аппарате, а также в самих хромосомах, которые ведут нередко к мутациям с определенным морфологическим выражением. Многие из вышеприведенных факторов в том или ином виде в естественных условиях беспрерывно действуют на растения и животных. Возникает множество самых разнообразных мутаций и в самых разных направлениях. Нужно отметить, что возникающие мутации мы узнаем главным образом по их морфологии, но возникает много мутаций и таких, которых мы не видим (мелкие мутации, физиологические мутации). Они себя проявляют только после некоторых специальных опытов.

Все возникающие мутации и комбинации подвергаются естественному отбору и большинство их, конечно, отсеивается, остаются лишь наиболее приспособленные.

Против такой трактовки могут быть возражения, так как большинство возникающих видимых мутаций являются дефективными формами, а при помощи только дефективных форм не может быть эволюции. Нам кажется вероятным, что те видимые мутации, которые мы часто получаем искусственно, а также находим в естественных условиях, не представляют собой абсолютного большинства, наоборот, они являются абсолютным меньшинством (по отношению к числу мутаций, возникающих вообще).

Нужно отметить то, что у многих исследователей создалось впечатление, что вообще нельзя получить каких-либо полезных мутаций. Если бы это было так, то значение мутаций в эволюции сводилось бы к нулю. Однако исследования последних лет убеждают в том, что можно получить и полезные в экономическом отношении мутации. Таким образом возникают мутации полезные и бесполезные, биологически приспособленные и неприспособленные, иначе говоря, в самых разных направлениях. Мутационный процесс — явление довольно сложное, так как на клетку действует бесконечное количество факторов, эффект которых чрезвычайно трудно дифференцировать. В естественных условиях на растение действует такое большое количество факторов, что часто мы их даже не в состоянии учесть.

В связи с тем, что те или иные свойства мутаций не связаны с определенным видом мутагенного реагента или их разными дозами, трудно управлять мутационным процессом или получать то, что нам желательно.

Таким образом получить определенные наперед заданные мутации мы еще не можем, и это значительно снижает ценность метода экспериментального получения мутаций.

По этой же причине пока нельзя в сколько-нибудь значительном масштабе использовать этот метод в селекционной практике. Для того чтобы можно было этот метод широко использовать в селекции, еще нужно провести большую исследовательскую работу. Нужно этот процесс всесторонне изучить, так, чтобы в дальнейшем им управлять, только тогда его можно будет широко использовать при выведении сортов сельскохозяйственных растений.

Из всего вышесказанного можно сделать следующие выводы:

1. Воздействие различных физико-химических факторов (рентгеновы лучи, лучи радия, ультрафиолетовые лучи, повышенная температура и др.) на половые и соматические клетки растений вызывает различные наследственные и ненаследственные изменения. Наследственные изменения (мутация) передают свои признаки из поколения в поколение и представляют собой новые формы, вступающие на арену борьбы за существование с другими видами. Ненаследственные изменения элиминируются.

2. Наследственные изменения бывают двух видов: а) морфологические и б) физиологические. Мутации наичаще можно распознать среди растений по новым морфологическим признакам. Мутации с новыми физиологическими свойствами сразу распознать нельзя, это можно сделать только после предварительного изучения.

3. Возникающее число мутаций зависит от количественного выражения воздействующего фактора (в пределах витальных доз). У дрозофилы число возникающих мутаций как будто бы прямо про-

порционально применяемым при облучении дозам. У растений получены противоречивые данные, иначе говоря, прямой пропорциональности не наблюдается, хотя число мутаций от повышения доз и увеличивается.

4. Рассуждение Стедлера о том, что частота мутаций зависит от количества хромосом (с увеличением числа хромосом уменьшается число мутаций), является недоказанным, так как имеются данные, не подтверждающие такой точки зрения.

5. Утверждение Йоллоса о том, что при воздействии повышенной температуры на дрозофилу получаются постепенные наследственные изменения признаков в одном направлении, не подтверждается данными других исследователей. Можно считать, что пока еще никто не получил направленных мутаций, но это не значит, что таковые не могут быть получены.

6. Получаемые экспериментальным путем морфологически видимые мутации в абсолютном большинстве случаев являются дефективными, биологически неприспособленными формами, которые естественным отбором элиминируются как не выдерживающие борьбы за существование. Такие мутации в эволюции вряд ли играют значительную роль.

7. До сих пор исследователи фиксировали свое внимание на различных морфологически резко выделяющихся формах и не замечали мутаций, которые не имеют бросающихся в глаза отклонений, но тем не менее отличающихся от исходного типа по некоторым полезным признакам. Такой односторонний подход и создал мнение, что все возникающие мутации являются дефективными формами, тогда как это относится не ко всем мутациям, а только к их незначительной части.

8. В настоящее время доказано, что экспериментальным путем можно получить резко морфологически отличные от исходной формы мутации, причем не дефективные, а прогрессивные по отдельным полезным признакам. Такие мутации не были до сих пор получены лишь потому, что работа велась в незначительных масштабах.

9. Значение экспериментально получаемых мутаций в селекции ограничено, так как нет еще методов получения таковых с определенными наперед заданными полезными признаками. Нужно фиксировать внимание исследователей на установлении таких методов.

10. Космические лучи и земная радиация влияют на частоту возникновения спонтанных мутаций, но приписывать такую роль только этим факторам было бы неверным, поскольку на частоту мутаций влияют еще и такие факторы, как повышенная и пониженная температура, ультрафиолетовые лучи и др.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Altenburg E., The effect of ultraviolet radiation on mutation, Anat. Rec., 47 383, 1930.

[2] Altenburg E., Genetic effects of ultraviolet radiation, Anat. Rec., 51, 108, 1931.

[3] Altenburg E., The production of mutations by the polar cap method of treatment, Биол. журнал, 5, 27—34, 1936.

[4] Babcock E. B. and Collins J. L., Natural ionizing radiation and the rate of mutation, Nature, 124, 227—228, 1929.

[5] Babcock E. B. and Collins J. L., Does natural ionizing radiation control rate of mutation? Proc. Nat. Acad. Sci., 15, 623—628, 1929.

[6] Baur E., Mutations-Auslösung bei Antirrhinum majus, Zeit. f. Bot., 23, 676—702, 1930.

[7] Baur E., Der Einfluss von chemischen und physikalischen Reizungen auf die Mutationsrate von Antirrhinum majus, Z. Ind. Abst. Vererb., 60, 467—473, 1932.

[8] Bergner A. D., Satina S. and Blakeslee A. F., Radium experiment with Datura. III. Chromosomal abnormalities in F_1's from radium-treated parents, Anat. Rec., 41, 99, 1928.

[9] Buchholz J. T. and Blakeslee A. F., Radium experiment with Datura. I. The identification and transmission of lethals of pollen-tube growth in F_1's from radium-treated parents, Anat. Rec., 41, 98, 1928.

[10] Вавилов Н. И., Центры происхождения культурных растений, 1926.

[11] Вавилов Н. И., Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений, Изв. Ин-та опытн. агрон., 5, 1—13, 1927.

[12] Delaunay L. N., Die Chromosomenaberranten in der Nachkommenschaft von röntgenisierten Ahren einer reinen Linie von Triticum vulgare albidum ALL., Z. Ind. Abst. Vererb., 55, 352—355, 1931.

[13] Делоне Л. Н., Экспериментальное получение мутаций у пшениц, Держсільгоспвидавн., 1934.

[14] Delbrück M. and Timoféeff-Ressovsky N. W., Cosmic rays and evolution, Nature, 137, Nr. 3461, 1936.

[15] Gager C. S. and Blakeslee A. F., Chromosome and genemutations in Datura following exposure to radium rays, Proc. Nat. Acad. Sci. (USA), 13, 75—79, 1927

[16] Goodspeed T. H., The effect of x-rays and radium of species of the genus Nicotiana, Journ. Hered., 20, 243—259, 1929.

[17] Goodspeed T. H., Cytological and other features of variant plants produced from x-rayed sex cells of Nicotiana tabacum, Bot. Gazette, 87, 563—583, 1929.

[18] Goodspeed T. H., Meiotic phenomena characteristic of first generation progenies from x-rayed tissues of Nicotiana tabacum, Univ. Calif. Publ. Bot., 11, 309—318, 1930.

[19] Goodspeed T. H., Nicotiana, Proc. Sixth Intern. Congr. Genet., 2, 316—317, 1932.

[20] Goodspeed T. H. and Avery P., Nature and significance of structural chromosome alterations induced by x-rays and radium, Cytologia, 1, 301—327, 1930.

[21] Hanson F. B., An analysis of the effects of the different rays of radium in producing lethal mutations in *Drosophila*, Anat. Rec., 41, 99—100, 1928.

[22] Hanson F. B. and Heys F., The effects of radium in producing lethal mutations in Drosophila, Science, 68, 115—116, 1928.

[23] Hanson F. B. and Heys F., An analysis of the effect of the different rays of radium in producing lethal mutations in *Drosophila*, Amer. Nat., 63, 201—213, 1929.

[24] Hanson F. B. and Heys F., Duration of the effects of x-rays on male germ cells in Drosophila, Amer. Nat., 63, 511—516, 1929.

[25] Hanson F. B. and Heys F., The relation between the induced lethal mutation rate and the conditions obtaining during treatment. I. Starvation. II. The influence of an anesthetic, Anat. Rec., 51, 121, 1931.

[26] Hanson F. B. and Stanton E., The effect of increasing x-ray voltages on the

production of lethal mutations in *Drosophila melanogaster*, Anat. Rec., 44, 293, 1929.

[27] Hanson F. B., Heys F. and Stanton E., The effects of increasing x-ray voltages on the production of lethal mutations in *Drosophila melanogaster*, Amer. Nat., 65, 134—143, 1931.

[28] Hanson F. B. and Heys F., The effect of natural (earth) radiation in producing lethal mutations in *Drosophila melanogaster*, Anat. Rec., 44, 293, 1929.

[29] Hanson F. B. and Heys F., A possible relation between natural (earth) radiation and gene mutations, Science, 71, 43—44, 1930.

[30] Harris B. B., The effects of aging of x-rayed males upon mutation frequency in *Drosophila*, Journ. Hered., 20, 299—302, 1929.

[31] Hersh A. H., Karrer E. and Loomis A. L., An attempt to induce mutation in *Drosophila melanogaster* by means of supersonic vibrations, Amer. Nat., 64, 552—559, 1930.

[32] Hiorth G., Ein Versuch über den Einfluss der Erwärmung des Pollen auf die Nachkommenschaft, Z. Ind. Abst. Vererb., 56, 39—59, 1930.

[33] Horlacher W. R., And attempt to produce mutations by the use of electricity, Science, 72, 96—97, 1930.

[34] Horlacher W. R. and Killough D. T., Progressive mutations induced in cotton (Gossypium hirsutum) by radiation, Anat. Rec., 51, 112, 1931.

[35] Horlacher W. R. and Killough D. T., Radiation induced variation in cotton. Journ. Hered., 22, 253—262, 1931.

[36] Horlacher W. R. and Killough D. T., The production of mutations in American upland cotton by radiations, Proc. Sixth Intern. Congr. Genet., 2, 87—90, 1932.

[37] Horlacher W. R. and Killough D. T., Progressive mutations induced in *Gossypium hirsutum* by radiations, Amer. Nat., 67, 532—538, 1933.

[38] Jollos V., Gerichtete Mutationen und ihre Bedeutung für das Evolutionsproblem, Biol. Zbl., 51, 137—140, 1931.

[39] Йоллос В., Экспериментальное получение мутаций и его значение для эволюционной проблемы, Труды Лабор. генет., 9, 181—192, 1932.

[40] Jollos V., Inherited changes produced by heattreatment in *Drosophila melanogaster*, Genetica, 16, 476—494, 1934.

[41] Краевой С. Я., Экспериментальное получение мутаций у Pisum, Тезисы стр. 1—4, 1935.

[42] Краевой С. Я., Опыт экспериментальной трансформации растений, Сборник научных работ комсомольцев Академии Наук СССР, стр. 328—341, 1936.

[43] Левитский Г. А. и Араратян А., Преобразование хромосом под влиянием х-лучей, Труды по прикл. бот., генет. и сел., 27, 265—303, 1931.

[44] Lewitsky G. and colleg, Experimentally induced alterations of the morphology of chromosomes, Amer. Nat., 65, 564—567, 1931.

[45] Левитский Г. А., Шепелева Е. М. и Титова Н. Н., Новые кариотипические расы, выведенные из потомства рентгенизированных растений, Соц. растениеводство, 11, 1—10, 1934.

[46] Lindstrom E. W., Hereditary radium-induced variations in the tomato, Journ. Hered., 24, 128—137, 1933.

[47] Mac Dougall M. S., Modifications in *Chilodon uncinatus* produced by ultraviolet light, Science, 67, 425, 1928.

[48] Mac Dougall M. S., Modifications in *Chilodon uncinatus* produced by ultraviolet radiation, Journ. Exp. Zool., 54, 95—110, 1929.

[49] Mac Key J. M. and Goodspeed T. H., The effects of x-radiations on cotton, Science, 71, 644, 1930.

[50] Медведев Н. Н., Получение мутаций у *Drosophila melanogaster* под влиянием

комбинированного воздействия х-лучей и солей тяжелых металлов, ДАН СССР, 5, 230—236, 1933.

[51] Middleton A. K., Heritability of the effects of ultraviolet and infrared waves upon the fission rate within the clone of *Paramecium caudatum*, Anat. Rec., 41, 109, 1928.

[52] Muller H. J., Artificial transmutations of the gene, Science, 66, 84—87, 1927.

[53] Muller H. J., The production of mutation by x-rays, Proc. Nat. Acad. Sci. (USA), 14, 714—726, 1928.

[54] Muller H. J. and Mott-Smith L. M., Evidence that natural radioactivity is inadequate to explain the frequency of «Natural» mutations, Proc. Nat. Acad. Sci. (USA), 16, 277—285, 1930.

[55] Mol E. de, Somatische Variation der Blumenfarbe der Hyazinthe durch Röntgenbestrahlung und andere äussere Umstände, Z. Ind. Abst. Vererb., 59, 280—283, 1929.

[56] Mol E. de, Aenderung der Chromosomengarnitur durch Röntgenstrahlung und Temperaturwirkungen Retardation und Diversität, Z. Ind. Abst. Vererb., 54, 363—367, 1930.

[57] Mol E. de, Mutation sowhol als Modification durch Röntgenstrahlung und die Teilungshypothese, Cellule, 42, 151—162, 1933.

[58] Mol E. de, Drei aufeinanderfolgende Jahre der Mutation und Modification bei Hyazinthen nach kaltem Aufbewahren während des Zellteilungsprocess zur Blütenbildung, Cellule, 43, 131—146, 1934.

[59] Navashin M., A preliminary report on some chromosome alterations by x-rays in Crepis, Amer. Nat., 65, 243—252, 1931.

[60] Oliver C. P., The effect of varying the duration of x-ray treatment upon the frequency of mutation, Science, 71, 44—46, 1930.

[61] Peto F. H., The effect of aging and heat on the chromosomal mutation rates in Maize and Barley, Canad. Journ. of Res., 9, 261—264, 1933.

[62] Plough H. H. and Ives P., New evidence of the production of mutations by high temperature with a critique of the concept of directed mutations, Proc. Sixth Intern. Congr. Genet., 2, 156—158, 1932.

[63] Plough H. H. and Ives P., Induction of mutations by high temperature in Drosophila, Genetics, 20, 42—69, 1935.

[64] Sapehin A. A., Röntgen-Nutationen beim Weizen (Triticum vulgare), Züchter, 2, 257—259, 1930.

[65] Сапегин А. А., Рентгеномутации как источник новых сортов с.-х. растений, Природа, 9, 28—31, 1934.

[66] Сапегин А. А., Рентгеномутации твердой пшеницы, Ботан. журнал СССР, 20, 3—9, 1935.

[66a] Сапегин А. А., Рентгеномутации мягкой пшеницы Triticum vulgare, Труды по прикл. бот., генет. и сел., сер. II, № 9, 3—57, 1936.

[67] Schmidt F. L. and Oliver C. P., Electrostatic radiation and genetic effects, Amer. Nat., 67, 67—68, 1933.

[68] Schultz J., X-ray effects on *Drosophila pseudoobscura*, Genetics, 18, 284—291, 1933.

[69] Sprague G. F., Some genetic effects of electromagnetic treatments in maize, Anat. Rec., 47, 382, 1930.

[70] Stadler L. J., Mutations in barley induced by x-rays and radium, Science, 68, 186—187, 1928.

[71] Stadler L. J., Some genetic effects of x-rays tn plants, Journ. Hered., 21, 3—19, 1930.

[72] Stadler L. J., The experimental modification of heredity in crop. II. Induced mutation, Sci. Agriculture, 11, 645—661, 1931.

[73] Stadler L. J., The experimental modific ation of heredity in crop plants. I. Induced chromosomal irregularities, Sci. Agriculture, 11, 557—572, 1931.

[74] Stadler L. J., On the genetic nature of induced mutations in plants, Proc. Sixth Intern. Congr. Genet., 1, 274—295, 1932.

[75] Stubbe H., Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei Antirrhinum majus, I. Z. Ind. Abst. Vererb., 56, 1—38, 1930.
[76] Stubbe H., Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei Antirrhinum majus, II. Z. Ind. Abst. Vererb., 56, 202—232, 1930.
[77] Stubbe H., Radium und Röntgenstrahlen als mutationsauslösender Faktor, Strahlentherapie, 37, 124—136, 1930.
[78] Stubbe H., Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei Antirrhinum majus, III. Z. Ind. Abst. Vererb., 60, 474—513, 1932.
[79] Stubbe H., Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei Antirrhinum majus, IV. Z. Ind. Abst. Vererb., 64, 181—204, 1933.
[80] Timoféeff-Ressovsky N. W., The experimental production of mutations, Biol. Rev., 9, 411—457, 1934.
[81] Тимофеев-Рессовский Н. В., К вопросу о функционировании генов в зародышевых клетках, Журн. эксп. биол., 6, 181—187, 1930.
[82] Thomas H. H., Cosmic'rays and evolution, Nature, 137, Nr. 3454 and 3461, 1936.
[83] Whiting A. and Bostian C., A study of mutations, mosaics, and non-inherited abnormalities among progeny of individuals x-rayed as larvae in Habrobracon, Anat. Rec., 47, 384, 1931.
[84] Косиков К. В., Влияние пола и возраста зачатковых клеток на частоту мутаций у *Drosophila simulans* и *Drosophila melanogaster*, Сборник научных работ комсомольцев Академии Наук СССР, стр. 310—324, 1936.
[85] Шапиро Н. И., Существует ли зачатковый отбор у *Drosophila melanogaster*? Доклады Академии Наук СССР, т. II (XI), № 3 (89), 1936.

S. J. KRAJEVOJ. ON THE EXPERIMENTAL PRODUCTION OF MUTATIONS IN PLANTS

SUMMARY

Many investigators in the field of experimental production of mutations, hold the opinion, that in general it is impossible to obtain any useful mutations in plants. If that were true, the meaning of mutations in evolution would be naught. Nevertheless, the researches of recent years convince one that it is also possible to obtain economically useful mutations.

Thus useful mutations occur along with the useless ones, the biologically adapted mutations and the unadapted ones, i. e. the mutations of the most diverse sorts.

The mutation process is a rather complex phenomenon, because the cell is affected by a great many factors, the effects of which are not easily differentiated. Under natural conditions plants are affected by so many factors, that we cannot often take them into the account. As the kind of mutations obtained is connected with any definite quality of the agent producing mutations, or with the dose of it, it is difficult to control the process of mutation or to obtain the desired results. As a matter of fact we cannot yet obtain definite, previously designated mutations, which considerably reduces the methodical value of induced mutations. For the same reason it is impossible, at the present time, to make use of this method on a vast scale in plant-breeding.

For that reason it is necessary to carry out an extensive independent investigation. In the field of experimentally producing mutations one must regard at present time the following facts definites established.

1. The treatment with different physico-chemical agents (x-rays, radium-rays, ultraviolet rays) increased temperature, and so on produces both hereditary and non-hereditary mutations of different kinds sexual and somatic cells of plants. The hereditary variations get further propagated and offer suitable material for natural selection, while the non-heritable variations do not get reproduced in the next generations, therefore they get, so to say, soon eliminated.

2. The number of mutations arising depends on the quantitative value of the influencing factor within the limits of vital doses. In *Drosophila* the number of mutations arising is directly proportional to the dose applied, while in plants contradictory data have been obtained, i. e. in every case one does not observe a direct proportionality, although with increasing of the doses the number of mutations likewise increases.

3. Stadler's argument, that the rate of mutations depends on the number of chromosomes (increasing the chromosomes decreases the number of mutations) does not hold because there are some data, which do not confirm such a point of view.

4. Jollos' statement, that under the influence of increased temperature on *Drosophila* there are gradual hereditary mutations of characters in a particular direction, is not confirmed by data of other investigators. Besides, nobody until now has observed phenomena of this kind in plants, and hence one must suppose that the existence of directed mutations is not yet proved.

5. Until the present day investigators have directed their attention to morphological characters and did not observe mutations, which did not produce conspicuous changes, but which excel the original type by having some useful characters. And such a one-sided point of view has created the opinion, that all kinds of mutations, defective ones, while this has nothing to do with all mutations, but only with an insignificant part of them.

6. At present it has been taken for granted that one can also obtain forms of mutations, which are morphologically distinct from the original form and which will not be defective, but progressive concerning individual useful characters. Mutations of that kind have not been obtained till now, because the experiments have not yet been carried out on a sufficiently vast scale.

7. Cosmic rays and earth radiation have an influence on the rate of spontaneously arising mutations, but the attributing of this rôle only to these factors would not be quite true, because such factors as increased temperature, light, different chemical and other substances, etc., also influence the rate of mutations.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Ю. Я. КЕРКИС

ПРИЧИНЫ НЕПОЛНОЙ КОНЪЮГАЦИИ ХРОМОСОМ У ГИБРИДОВ *DROSOPHILA MELANOGASTER* и *DROSOPHILA SIMULANS*

Работа представляет собой цитологический анализ конъюгации хромосом у гибридов между *D. melanogaster* и *D. simulans*. Автор разбирает различные теоретически возможные причины нарушения конъюгации хромосом у межвидовых гибридов и доказывает, что такие нарушения могут вызываться «отчуждением» генов.

Нарушение конъюгации хромосом у межвидовых гибридов, связанное часто со стерильностью последних, широко распространено как среди растений, так и среди животных. Автором было уже установлено (Kerkis, 1936), что у гибридов между *D. melanogaster* и *D. simulans* имеет место ослабление конъюгации хромосом. Последнее выражается в том, что в ядрах клеток слюнных желез вполне готовых к окуклению гибридных личинок наблюдается большое число плохо или даже совсем не конъюгирующих участков хромосом, в то время как у взрослых личинок обоих исходных видов такие неконъюгирующие участки встречаются крайне редко. В некоторых случаях у гибридных личинок могут быть обнаружены бóльшие или меньшие несоответствия в структуре или расположении отдельных дисков в гомологичных хромосомах. В таких участках конъюгация хромосом никогда не происходит.

Так как примеры несоответствия структуры гомологичных хромосом у близких видов или рас одного и того же вида довольно многочисленны, то можно было бы думать, что причину ослабления конъюгации хромосом и стерильности гибридов между *D. melanogaster* и *D. simulans* следует искать в мелких, иногда с трудом обнаружимых различиях в структуре гомологичных хромосом. Однако автором (Kerkis, 1936) и независимо от него Pätau (1935) было обнаружено, что, в то время как видимые различия в структуре гомологичных хромосом всегда сопровождаются отсутствием в этих местах конъюгации, нарушение конъюгации отнюдь не обязательно связано с несоответствием структуры хромосом. При внимательном

изучении хромосом в клетках слюнных желез взрослых гибридных личинок нетрудно заметить, что часто конъюгация ослаблена или полностью отсутствует между такими участками хромосом, в которых не удается обнаружить какой-либо асимметрии даже в самых мелких дисках. Так, например, Х-хромосома у гибридных личинок может обнаруживать все возможные промежуточные ступени от полного отсутствия конъюгации по всей своей длине до почти полной конъюгации на всем своем протяжении, за исключением лишь крайних левых концов, которые почти всегда не конъюгируют, так как обнаруживают резко заметные структурные различия (Pätau, 1935; Косиков, не опубликовано). То же самое наблюдается и для второй и третьей пары аутосом. Четвертые хромосомы в большинстве случаев вовсе не конъюгируют по всей длине. Участки хромосом, не конъюгирующие или плохо конъюгирующие в одних ядрах, могут хорошо конъюгировать в ядрах соседних клеток той же железы.

Подобные же картины недавно описаны Добржанским и Тан (Dobzhansky and Tan, 1936) у гибридов между *D. pseudoobscura* и *D. miranda* и Коллером (Koller, 1936) для межрасовых гибридов *D. pseudoobscura*.

Тот факт, что неконъюгирующие участки хромосом часто обнаруживают полную симметрию в структуре и расположении дисков, привел нас к заключению, что ослабление конъюгации хромосом гибрида зависит не только от «конфликта сил притяжения» между гомологичными хромосомами, вызванного различиями в порядке генов (инверсии, транслокации и т. п.), а также и от других причин.

Состояние цитогенетических знаний в 1933—1934 гг. позволило говорить о двух возможных причинах нарушения конъюгации хромосом у гибридов:

1) Гомологичные хромосомы скрещиваемых видов отличаются друг от друга присутствием различного рода хромосомных перестроек (инверсий, транслокаций, нехваток), которые приводят к «конфликту сил притяжения», действующих между гомологичными генами.

2) Взаимодействие генов в гибридном генотипе может привести к таким протоплазматическим условиям (например, к изменению вязкости протоплазмы), что конъюгация даже полностью гомологичных хромосом оказывается затрудненной. Эти условия могут возникать вследствие ненормальных физиологических реакций, вызванных взаимодействием так называемых «комплементарных генов», расположенных в негомологичных локусах. Гены эти комплементарны в том смысле, что они не оказывают вредного действия на развитие зародышевых клеток, когда они содержатся в комбина-

ции с генотипом исходного вида, в гибридном же генотипе они вызывают свойственное им изменение.

Наконец, третья возможная причина основывается на предположении, сделанном Меллером еще в 1918 г., что в процессе эволюции должны происходить мутации гомологичных генов, приводящие к ослаблению притяжения между генами, бывшими ранее полностью гомологичными по отношению друг к другу. Следствием таких мутаций является подавление конъюгации хромосом, содержащих эти гены. Таким путем может происходить постепенная дивергенция видов, приводящая под конец к их полному обособлению.

Само собой разумеется, что в каждом данном случае могут одновременно действовать все эти три причины, но одна из них может играть бо́льшую роль, чем другие. Наконец, стерильность гибридов может быть вообще никак не связанной с конъюгацией хромосом.

Первое и третье из перечисленных выше условий (или комбинация их вместе) — очень распространенное явление среди межвидовых гибридов растений, и можно показать, что оно является у них одной из основных причин стерильности. Это явствует из того, что при удвоении у гибрида числа хромосом, т. е. с восстановлением возможности каждой хромосоме найти себе партнера для конъюгации, такой амфидиплоидный гибрид обычно нормально продуцирует половые клетки и становится плодовитым.

В этих случаях, следовательно, протоплазма не препятствует конъюгации хромосом и не вызывает стерильности каким-либо другим путем. Причина отсутствия конъюгации и стерильности лежит здесь в несходстве хромосом, обусловленном либо иным расположением генов, либо различиями в отдельных генах. Какое из этих условий играет главную роль в каждом отдельном случае — сказать трудно.

В животном царстве полиплоидия, к сожалению, встречается очень редко, и мы не обладаем еще методами для экспериментального получения у них амфидиплоидов. Поэтому трудно сказать, в какой мере приведенные только что две причины стерильности применимы к животному миру. Тем не менее у животных известно все же два аналогичных случая, позволяющих сделать некоторые выводы, которые имеют прямое отношение к этому вопросу.

У триплоидных гибридов между *D. melanogaster* и *D. simulans*, содержащих два набора хромосом *melanogaster* и один набор *simulans*, не происходит нормального созревания половых клеток (и, вероятно, также и нормальной конъюгации хромосом). Между тем в этом случае присутствие двух наборов хромосом одного и того же вида, казалось бы, делает возможной нормальную конъюгацию хромосом и должно было бы хотя бы частично восста-

новить плодовитость, как это имеет место у тетраплоидных гибридов растений, если только отсутствие конъюгации и стерильность зависят от несходства хромосом в отношении расположения или содержания генов.

Второй сходный случай найден в тетраплоидных участках семенников межрасовых гибридов *D. pseudoobscura*. Здесь тоже процессы созревания были сильно нарушены, и было обнаружено, что конъюгация хромосом была в такой же мере ненормальной, как и у диплоидного гибрида. В этом случае, следовательно, реализуется, повидимому, вторая возможность: комплементарные гены в различных локусах каким-то образом препятствуют созреванию половых клеток и конъюгации хромосом. Кроме того, мною было показано раньше (Kerkis, 1933, 1934), что редукция гонад у межвидовых и межрасовых гибридов дрозофилы (так же, как и у многих других межвидовых гибридов животных) начинается с самого начала развития организма, т. е. много раньше, чем происходят процессы конъюгации хромосом.

Все эти факты говорят об одном и том же и показывают, что первичная причина гибридной стерильности в этих случаях резко отлична от наблюдаемой у большинства растений. Несомненно, что здесь нормальная конъюгация подавлена главным образом какими-то свойствами гибридной протоплазмы и что эти протоплазматические свойства зависят от взаимодействия различных генов обоих видов. Вряд ли можно сомневаться, что эти гены не являются гомологичными.

Возникает вопрос, может ли иметь место отсутствие или ослабление конъюгации вследствие «отчуждения» генов. Первая ступень этого выражалась бы в ослаблении притяжения между двумя гомологичными локусами. В опытах Шульца, Доброжанского и Тан эти авторы не могли получить данных ни за, ни против этой возможности.

Для выяснения этого вопроса мы воспользовались линией *D. simulans* со сцепленными Х-хромосомами, полученной Косиковым (Kossikov, 1935). Как показал Стертевант (Sturtevant, 1929), при скрещивании $\widehat{XXY}$ самок *simulans* с самцами *melanogaster* в потомстве появляются только гибридные самки, а все самцы, как правило, отмирают на стадии личинки или куколки. Дочери от скрещивания самок *D. simulans* со сцепленными Х-хромосомами с самцами *D. melanogaster* имеют, следовательно, гибридную плазму и две сцепленные Х-хромосомы одного и того же вида (в данном случае *D. simulans*). Методика Пайнтера позволяет нам изучить условия конъюгации хромосом у таких самок и разрешить поставленный выше вопрос. Если факторы, нарушающие конъюгацию хромосом, действуют только через плазму, то можно ожидать, что у самок, имею-

щих две Х-хромосомы *simulans* и гибридную плазму, конъюгация Х-хромосом будет нарушена примерно в той же степени, как и у остальных хромосом (аутосом). Если же две Х-хромосомы *simulans* в гибридной плазме будут конъюгировать нормально, то, следовательно, нужно будет сделать вывод, что свойства гибридной плазмы не являются основным фактором, нарушающим конъюгацию хромосом у этих гибридов.

Произведенный нами цитологический анализ показал, что у гибридных самок, имеющих две Х-хромосомы одного и того же вида (*D. simulans*), конъюгация последних происходит совершенно нормально и в этом отношении ничем не отличается от конъюгации этих хромосом у обоих исходных видов. Конъюгация же аутосом ослаблена, как обычно. Так как это ослабление конъюгации наблюдается и между совершенно симметрично построенными участками хромосом, то причиной его, несомненно, является упоминавшееся выше «отчуждение» гомологичных локусов.

Сопоставляя эти наблюдения с упоминавшимися выше результатами других авторов, следует, нам кажется, заключить, что отсутствие конъюгации между гомологичными хромосомами у гибридов дрозофилы надо рассматривать как результат действия целого комплекса факторов, действующих как через плазму, так и зависящих от свойств самих генов как таковых.

Bytinsky-Salz (1934) экспериментировал с гибридами между различными видами *Sphingidae* и получил нормальное развитие гибридных половых клеток путем трансплантации гонад от гибридов к исходным формам. Он с большой убедительностью показал, что удельный вес таких «плазматических» и «генных» факторов может быть весьма различным для каждой пары скрещиваемых видов. Первичной ступенью в процессе эволюционного обособления видов являются именно генные изменения, которые тем или иным путем нарушают правильность конъюгации и вызывают, таким образом, стерильность гетерозиготных по этим измененным генам форм.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
март 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Bytinsky-Salz H., Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Arten der Gattung Celerio und Pergesa nach Untersuchungen über die Zytologie und Fertilität ihrer Bastarde. Biol. Zentrbl., 54:300—313, 1934.

[2] Dobzhansky Th., The decrease of crossing-over observed on translocations and its probable explanation. Amer. Nat., 65:214—232, 1931.

[3] Dobzhansky Th., On the sterility of the interracial hybrids in *Drosophila pseudoobscura*. Proc. Nat. Acad. Sci., 19:397—403, 1933.

[4] Dobzhansky Th., Studies on hybrid sterility. I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura*. Zeit. Zellf. Mikr. Anat., Bd. E/6 : 163 — 223, 1934.

[5] Dobzhansky Th. and Tan C., Studies on hybrid sterility. III. A comparison of the gene arrangement in two species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila miranda*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb., 72, H. 1 : 88—114, 1936.

[6] Kerkis J., Development of gonads in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Journ. Exp. Zool., 66 : 477—502, 1933.

[7] Kerkis J., Development of the sexual glands in interracial hybrids of *Drosophila pseudoobscura*. C. R. de Acad. Sci. d'URSS, 3 : 670 — 675, 1934.

[8] Kerkis J., Chromosome conjugation in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Amer. Nat., 70 : 81—96, 1936.

[9] Koller P. C., Structural hybridity in *Drosophila pseudoobscura*. Journ. of Genetics, v. 32, Nr. 1 : 79—103, 1936.

[10] Kossikov K. W., Attached X-chromosomes in *Drosophila simulans*. C. R. de Acad. Sci. d'URSS, 4 : 772—775, 1934.

[11] Muller H. J., Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids in a case of balanced lethal factors. Genetics, 3 : 422—499, 1918.

[12] Pätau. R., Chromosomenmorphologie bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* und ihre genetische Bedeutung. Naturwissenschaften, Bd. 23 : 537—543, 1935.

[13] Schultz J. and Dobzhansky Th., Triploid hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Journ. Exper. Zool., 65 : 73—82, 1933.

J. J. KERKIS. THE CAUSES OF IMPERFECT CONJUGATION OF CHROMOSOMES IN HYBRIDS OF *DROSOPHILA SIMULANS* AND *MELANOGASTER*

SUMMARY

Disturbances of chromosome conjugation in interspecies hybrids, often accompanied by the sterility of the latter, are widespread among both plants and animals. In connection with this problem the author made a study of the conjugation of chromosomes in the salivary glands of hybrids between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*, finding that the conjugation in such hybrids is weaker than in pure species (Kerkis, 1936). It was shown that in the salivary gland nuclei of hybrid larvae which are ready for pupation, there are large numbers of poorly conjugated and even non-conjugated sections of chromosomes, while those of larvae of either original species of the corresponding age, show such non-conjugating sections very rarely.

Greater or lesser discrepancies in the structure or location of individual discs can be observed in a few places in the homologous chromosomes of these hybrid larvae. In these unlike sections conjugation of the chromosomes fails to occur. Since examples of differences in the structure of homologous chromosomes in nearly related species or even in races of the same species are fairly numerous, it might have been supposed that slight differences of this kind — often difficult to detect — constituted the sole and sufficient reason for the weakening of conjugation of the chromosomes, and likewise, perhaps, for the sterility, of

the hybrids between *D. melanogaster* and *D. simulans*. However, the author (1936), and independently Pätau (1935), discovered that, whereas visible differences in the structure of homologous chromosomes are always accompanied by a disturbance of conjugation in these places, a weakening or failure of conjugation is not always connected with a discrepancy in the visible structure of the chromosomes. By carefully studying the chromosomes in the cells of the salivary glands of adult hybrid larvae, it is not difficult to observe that conjugation is often weakened or even entirely absent even in the case of those sections that fail to show the slightest discrepancy, even of the very smallest discs.

For example, the X-chromosomes in hybrid larvae may display all possible intermediate stages from complete absence of conjugation along their entire length to almost perfect conjugation throughout all of their length except the extreme left ends; the latter scarcely ever conjugate as they show pronounced structural dissimilarities (Pätau, 1935; Kossikov, unpublished). The same phenomena are observed in the case of the second and third pairs of chromosomes. The fourth chromosomes in most cases fail to conjugate along their entire length. Sections of chromosomes which fail to conjugate or which conjugate badly in some nuclei may show good conjugation in the nuclei ot adjoining cells of he same gland.

These facts, showing that non-conjugating sections of chromosomes often display perfectly symmetrical structure and location of discs, have led us to the conclusion that the imperfection of conjugation of the chromosomes in hybrids does not depend only upon a conflict of «attractional forces» between homologous chromosomes caused by differences in the arrangement of genes, such as inversions, translocations, etc. but depends also upon other causes.

Observations similar to the above have recently been reported by Dobzhansky and Tan (1936) in hybrids between *D. pseudoobscura* and *D. miranda*, and by Koller (1936) in interracial hybrids of *D. pseudoobscura*.

The status of genetical and cytological knowledge in 1933—1934 allowed Dobzhansky at that time to speak of two possible causes of disturbance of chromosome conjugation in hybrids (Dobzhansky, 1933—1934). 1) The first of these was that the homologous chromosomes of the species crossed differ from one another in the presence of different kinds of chromosomal rearrangements (inversions, translocations, deficiencies), which lead to a «conflict of the attractional forces» (Dobzhansky, 1929) acting between homologous genes. This interferes more or less with the pairing of the chromosomes. 2) As a second possible cause, it was pointed out that the interaction of genes in a hybrid genotype can lead to such protoplasmic conditions, for example, changes in the viscosity of the protoplasm, as hinder the process of conjugation of even comp-

letely homologous chromosomes. These latter conditions presumably result from the abnormal physiological reactions set into operation by the deleterious interaction of «complementary genes», lying in different loci. The genes are complementary in the sense that their deleterious effect on germ cell development is not produced when they exist in the combination characteristic of the original species, but only when those from one species are brought into combination with those from the other species (in other loci), in the hybrid. Finally, a third possible cause was implied in Muller's statement, made as early as 1918 (Muller, 1918), that in the process of evolution mutations of homologous genes must occur, leading to a weakening of the attraction between genes which were previously homologous to one another (since this attraction is a specific one of like for like), and thereby hindering the conjugation of the chromosomes carrying these genes. In the latter way too, a gradual divergence of species can occur, leading eventually to their complete separation. It is understood that in any given case all three these causes can act simultaneously, but one of them may be much more important than the others. There can also be hybrid sterility not caused by, or leading to, non-conjugation of chromosomes.

The first or third of the above conditions (or some combination of these two) is a very widespread phenomenon among interspecies hybrids in plants and can be shown to be the chief cause of their sterility in these cases. This follows from the fact that when the number of chromosomes in such a hybrid is doubled, i. e., when we restore to each of its chromosomes the possibility of finding a partner for conjugation, we get an amphidiploid plant which usually produces gametes in a normal fashion and is fairly fertile. Thus, there is no protoplasmic condition preventing conjugation here or otherwise, causing sterility and the cause of the observed non-conjugation and sterility must have lain in dissimilarity of the chromosomes: either in a different arrangement of their genes or in diversity of the individual genes. Which of these latter conditions plays the chief rôle here has not yet been made clear.

In the animal kingdome polyploidy is unfortunately very rare and we do not have effective methods for producing amphidiploid animals experimentally. Therefore, we can not say to what extent the above two causes of sterility apply to the animal kingdom. Nevertheless, two analogous cases are known in animals that do lead to some important conclusions in relation to this question. As Schultz and Dobzhansky (1933) have shown, normal maturation of germ cells (and therefore perhaps normal conjugation of chromosomes) apparently fails to occur in triploid hybrids of *D. melanogaster* × *D. simulans* carrying two sets of chromosomes of the former species and one set of the latter. In this case the presence of two sets of homologous chromosomes from the

same species would seem to provide the possibility of normal chromosome conjugation and of (partial) fertility, as it does in the tetraploid plant hybrids, provided the non-conjugation and sterility are due only to unlikeness of the chromosomes in respect to their gene arrangement or gene content. A similar case was found by Dobzhansky (1934) in the tetraploid parts of testes of interracial hybrids of *D. pseudoobscura,* for here also the maturation process was strongly disturbed and it was found that the chromosome conjugation was as abnormal as in the diploid hybrid. Here, then, the second possibility — that of complementary genes in different loci interfering with germ cell maturation and with chromosome conjugation — seems to be realized. Furthermore, as the present author has shown (Kerkis, 1933—1934), the reduction of the gonad in interspecies and interracial hybrids of *Drosophila* (as well as in some other interspecies hybrids of animals), starts at the very beginning of the development of the organism, i. e., much earlier than the process of chromosome conjugation that leads to segregation. This fact argues in the same direction, indicating that the primary cause of the hybrid sterility in this case is fundamentally different from that observed in the majority of plants. It is evident that normal conjugation here is prevented, in the first place, by some properties of the hybrid protoplasm, that interfere with maturation in general, and these protoplasmic properties are dependent on the interaction of different genes of the two species, that are no doubt located in different loci.

The question now arises: Is there, in addition to the above cause of abnormal maturation, a lack or weakening of chromosome conjugation in these cases, resulting from the mutual «estrangement» of originally homologous genes of the two species? The first step of this would be manifested in a weakening of the attraction between homologous loci. The experiments performed by Schultz and Dobzhansky (1933), Dobzhansky (1934), and Dobzhansky and Tan (1934), were none of them such a kind as to give evidence either for or against this possibility.

In the investigation of this question we undertook some experiments with a stock of *D. simulans* having attached X's, obtained by Kossikov (1935). As Sturtevant has shown (Sturtevant, 1929), when XXY *D. simulans* females are crossed with *D. melanogaster* males, the non-disjunctionally produced offspring which appear are all females, while all the non-disjunctionally produced males die in the larval or pupal stage. The daughters of *D. simulans* attached X females, and *D. melanogaster* males have hybrid cytoplasm but have both their X-chromosomes (these being attached together) derive dfrom the same species (*D. simulans*). Painter's salivary gland method enables us to study the mode of chromosome conjugation in such females and to solve the above mentioned question in this way. If the factors disturbing matu-

ration or chromosome conjugation act only through their effect on protoplasmic conditions, we should expect that in the females having two X-chromosomes of *D. simulans* and hybrid cytoplasm, the conjugation of the two X's would be disturbed to approximately the same degree as that of the other chromosomes (autosomes). If, however, the two X-chromosomes of *D. simulans* were found to conjugate normally, we should be forced to conclude that the properties of the hybrid protoplasm do not represent the only important factor for disturbing the conjugation of the chromosomes in these hybrids.

Our cytological analysis has shown that the conjugation of the two X-chromosomes of the same species (*D. simulans*) proceeds quite normally in the hybrid females, and that it does not differ in any respect from that in both original species. But the conjugation of the autosomes is weakened as usual. As this weakening of conjugation is observed not only in the regions differing from one another in the two homologous chromosomes, but also in those which are quite symmetrical, its cause must obviously lie in the above mentioned «estrangement» of the homologous loci.

Comparison of these results with those obtained in the other works cited leads to the conclusion that the lack of conjugation of homologous chromosomes in *Drosophila* hybrids must be regarded as a result of the action of a whole series of factors, both those acting through the cytoplasm and also those depending directly on the auto-attractional properties of the genes. Thus, Bytinsky-Salz (1934), experimenting with hybrids of different species of *Sphingidae*, obtained normal development of hybrid gametes when the gonads of the hybrids were transplanted into one of the original pure forms. Here the «cytoplasmic» factors are even intercellular in their action. This illustrates the fact that the relative importance of the «cytoplasmic» and «genic» factors can be very different in different species crosses. Beyond any question, the first step in the process of evolutionary separation of species consists in genic changes, and these disturb in some way the normal chromosome conjugation and would eventually result in the sterility of organisms heterozygous for the changed genes, in cases in which other causes of sterility did not arise in the meantime.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Х. Ф. КУШНЕР

СОСТАВ КРОВИ ОВЕЦ В СВЯЗИ С ИХ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ [1]

(*Представлено академиком УАН* А. А. Сапегиным)

В оценке конституции животных, в дополнение к существующим экстерьерным методам, большую роль должны сыграть интерьерные показатели, связанные с продуктивностью. В работе показано, что компоненты крови овец, связанные с ее окислительной способностью (гемоглобин, эритроциты), имеют определенное отношение к энергии роста ягнят, к весу овец во взрослом состоянии и к настригу шерсти. Приведены доказательства наследственной обусловленности исследованных показателей крови.

Высокое значение гемоглобина, числа и поверхности эритроцитов для процессов дыхания, окисления и обмена веществ вообще, естественно, побуждает выяснить, какое отношение имеют эти показатели к росту и продуктивности животных. Большинство литературных данных о составе крови лошадей ([4, 6, 17, 18, 21, 26, 38]), крупного рогатого скота ([1, 5, 21, 25, 30, 35, 37]) и овец ([21, 33]) ограничивается главным образом установлением наличия определенных межпородных различий по биохимическому и морфологическому составу крови.

Ближе подошли к вопросу о связи состава крови с шерстной и мясной продуктивностью овец внутри одной породы Gärtner und Heidenreich ([20]). Они установили, что среди мериносовых ярок и взрослых маток животные более крупные по живому весу и с большим настригом шерсти в среднем имели более концентрированную кровь (изучался сухой остаток крови).

Мы поставили своей задачей, помимо выяснения межпородных различий среди овец, установить, в какой связи находятся компоненты крови, имеющие отношение к ее окислительной функции (эритроциты, гемоглобин), с ростом и продуктивностью овец, принадлежащих к одной породе.

Были исследованы вюртембергские, местные горские (гунибские)

[1] Работа доложена на заседании Института генетики Академии Наук 27 января 1937 г. В проведении анализов принимала участие О. Н. Китаева.

и метисные между ними овцы, принадлежащие колхозу «Чох» им. Сталина, Дагестанская АССР. Анализы крови проведены в период между 25 апреля и 20 мая 1936 г., когда овцы находились еще на точках зимовки в прикаспийской низменности, близ г. Махач-Кала; кровь бралась из вены уха по утрам, до выгона животных на пастбище. Все исследованные нами породные группы животных находились в совершенно одинаковых условиях содержания и кормления (подножный корм).

Гемоглобин определялся по Сали, число эритроцитов — в камере Тома Цейса и диаметр эритроцитов — по сухим неокрашенным мазкам. Не останавливаясь подробно на возрастной изменчивости показателей крови овец, укажем лишь, что она безусловно существует. Так, размеры эритроцитов у ягнят с возрастом уменьшаются. Число эритроцитов и содержание гемоглобина у новорожденных ягнят значительно выше, чем у взрослых. Все это, вмете взятое, обусловливает относительно более высокую окислительную способность крови, а следовательно, и более интенсивный обмен веществ у молодняка, по сравнению со взрослыми.

Существующие литературные указания о некоторой лабильности показателей крови, их подверженности влиянию внешней среды, о зависимости от кормления, физиологического состояния самого организма (беременность, лактация, утомление и т. п.), о влиянии пола, возраста и т. д. ([2, 5, 8, 9, 10, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 27, 28, 29, 34, 36]) не могут служить поводом для того, чтобы не использовать эти показатели крови в помощь к существующим методам экстерьерной оценки конституции и племенной ценности животных. Важно лишь изучить существующие в этих воздействиях закономерности, чтобы иметь возможность различать условия, где сравнение животных возможно и где этого нельзя делать. Исследованные нами породные группы овец, находившиеся в одинаковых условиях содержания и кормления, обнаружили следующие различия по составу крови (табл. 1).

Из табл. 1, таким образом, следует, что в одинаковых условиях содержания вюртембергские овцы, почти вдвое превышающие по живому весу местных гунибских, имеют кровь с более высоким содержанием гемоглобина, с большим числом эритроцитов в 1 cmm и с более крупными эритроцитами. При вычислении по этим показателям величин O_{100} и L_{100} преимущество вюртембергов по окислительной способности крови становится еще более наглядным. Что касается ярок-годовиков, то у них межпородные различия по показателям крови сходны с таковыми у взрослых, причем по абсолютному своему выражению по числу эритроцитов и содержанию гемоглобина показатели ярок выше, а размеры эритроцитов несколько мельче, чем у соответствующих породных групп взрослых маток.

Таблица 1

Межпородные различия по показателям крови

Группы животных	Живой вес (в кг)		Число эритроцитов в 1 cmm		Колич. гемоглобина (по Сали)		Диаметр эритроцитов (в μ)		O_{100} [1]	L_{100} [2]
	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m		
Матки местные, гунибские	9	37.5 ±3.26	15	11.69±0.48	24	62.6±1.59	23	5.16±0.06	70.6	204
Матки чистопор. вюртемб.	31	64.0 ±1.5	14	13.61±0.49	15	72.2±1.90	46	5.28±0.07	87.1	234
Матки метисы F_1	81	48.15±0.7	8	12.0 ±1.3	12	70.0±3.32	98	5.2 ±0.06	74.1	228
Матки метисы F_2b (3/4 кров. вюртемб.)	35	47.1 ±1.3	7	12.55±1.01	15	74.2±3.54	45	5.22±0.06	78.1	244
Ярки-годовики, местные	50	23.7 ±0.3	14	13.05±0.55	14	67.6±2.26	38	5.05±0.067	76.0	228
Ярки метисы F_1 и F_2b	58	37.3 ±0.5	11	13.2 ±0.41	17	75.0±3.0	65	5.10±0.65	78.2	244

Таблица 2

Живой вес овец в зависимости от показателей крови

Группы животных	Гемоглобин				Число эритроцитов			
	В среднем по всей группе		Средн. вес животных, у которых		В среднем по всей группе		Средний вес животных, у которых	
	n	M ± m	содержание гемоглобина ниже среднего по группе	содержание гемоглобина выше среднего по группе	n	M ± m	число эритроцитов ниже среднего по группе	число эритроцитов выше среднего по группе
Метисы F_2b:								
Матки	15	74.2 ± 3.54	43.5	49.66	7	12.55 ± 1.0	42.96	45.16
Ярки-годовики	10	77.3 ± 3.17	35.8	39.6	8	12.71 ± 0.41	33.0	41.4
Метисы F_1:								
Матки	12	70.0 ± 3.32	44.3	48.2	8	12.0 ± 1.3	46.9	49.5
Чистопородные вюртемберги:								
Матки	15	72.2 ± 1.9	63.6	61.3	14	13.61 ± 0.49	57.3±1.74	64.02±2.8

В табл. 2 представлены различия по живому весу овец одной и той же породы, возраста в зависимости от показателей крови.

По всем группам можно констатировать, что те животные об-

[1] O_{100} — общая поверхность эритроцитов в 100 ccm крови, выраженная в квадратных метрах; вычислялась по формуле Götze ([21]).

[2] L_{100} — функциональная возможность гемоглобиновой поверхности (Hämoglobinoberfläche) эритроцитов в 100 ccm крови, при плотности гемоглобина 0.1, выраженная в квадратных метрах; вычислялась по формулам Götze ([21]).

ладают большим живым весом, кровь которых более оснащена гемоглобином и более концентрирована по числу эритроцитов. Одно исключение по группе чистопородных вюртембергов по показателю гемоглобина является, повидимому, случайностью, так как в подгруппе с высоким содержанием гемоглобина оказались 2 матки с чрезвычайно легким для этой группы весом: одна, возраст которой в карточке не был указан, весом в 51 кг, другая, двухлетка, весом в 52 кг.

По весьма однородной группе ягнят (чистопородные вюртембергские ярки, все из двоен, ко времени анализа были в возрасте 40—50 дней) нами установлено, что те ягнята, которые родились более крупными, а следовательно, по крайней мере в первые месяцы, и лучше росли, имели ко времени анализа их крови, в 40—50-дневном возрасте, более высокое содержание гемоглобина и число эритроцитов, нежели их сверстники, родившиеся более мелкими. Особенно наглядно это положение было выявлено по группе однополых близнецов в 14 голов. В следующей таблице эта группа разбита по принципу: 1) те партнеры из двоен, которые при рождении имели меньший вес, и 2) партнеры, родившиеся более крупными (табл. 3).

Таблица 3

Различия в показателях крови между партнерами двоен

Группы животных	Вес при рождении (в кг)	Диаметр эритроцитов (в μ)	Число эритроцитов (в млн.)	Содержание гемоглобина (по Сали)
1. Партнеры с меньшим весом при рождении	4.04	5.31	11.27	63
2. Партнеры с большим весом при рождении	4.46	5.50	13.78	70

Имея в виду, что партнеры с меньшим при рождении весом продолжают отставать в росте в течение первых месяцев жизни ([12]), можно заключить, что по всем изученным нами элементам крови, связанным с ее окислительной способностью и частично со способностью разносить пищу ([32]), совершенно бесспорны более высокие показатели у тех ягнят, которые родились более крупными и растут более энергично.

Далее, нами изучался вопрос о связи живого веса взрослых овец, а также и суточного привеса ягнят с размерами их эритроцитов. В следующих таблицах представлено, какие существуют различия по живому весу внутри однородных групп животных в зависимости от размеров их эритроцитов:

Таблица 4

Живой вес овец в зависимости от размеров эритроцитов

Группы животных	Средний диаметр эритроцитов по всей группе (в μ)	Средний живой вес (в кг) овец, у которых			
		диаметр эритроцитов ниже среднего по группе		диаметр эритроцитов выше среднего по группе	
		n	M ± m	n	M ± m
Вюртембергские бараны - производители	4.98	8	71.5 ± 5.26	9	82.1 ± 4.8
Матки местные (гунибские)	5.2	4	35.8	6	38.5
Ярки-годовики					
Метисы второй генерации «в себе»	5.08	13	34.6	14	37.9 ± 1.08

Группы вюртембергских и метисных маток, поскольку они более многочисленны по своему составу, разбиты на три подгруппы каждая в зависимости от размеров эритроцитов (табл. 5 и 6).

Таблица 5

Живой вес вюртембергских овец в зависимости от величины эритроцитов

Группы животных по диаметру эритроцитов (в μ)	n	Живой вес (в кг)
До 5.16	12	59.75 ± 2.46
От 5.17 до 5.33	12	62.42 ± 2.69
Свыше 5.33	12	67.42 ± 3.13

Таблица 6

Живой вес метисных овец (F_1 и F_2b) в зависимости от величины эритроцитов

Группа животных по диаметру эритроцитов (в μ)	Живой вес (в кг)			
	Матки F_1		Матки F_2b	
	n	M ± m	n	M ± m
До 5.08	20	45.2 ± 0.9	10	44.5 ± 2.6
От 5.09 до 5.33	48	48.33 ± 1.0	17	45.0 ± 1.31
Свыше 5.33	13	50.23 ± 1.65	8	49.9 ± 3.0

Таким образом по всем шести разнообразным группам взрослых овец закономерность одна и та же: более крупные овцы в пределах данной породной и возрастной группы имеют и более крупные эритроциты, и наоборот. Хотя из-за немногочисленности животных в каждой подгруппе разницы и не вполне укладываются в тройные ошибки разности, но совпадение результатов во всех шести группах животных и большие величины весовых различий в абсолютном их выражении (разница по весу колеблется от 3 до 10.6 кг) позволяют нам настаивать на существовании здесь определенной закономерности. Эта закономерная связь величины эритроцитов с живым весом обнаружена нами не только у взрослых, закончивших рост овец. Важным является именно то, что у растущих животных — у ягнят, характер связи между энергией роста и величиной эритроцитов оказался таким же, как и у взрослых животных. В табл. 7 показано, по нескольким группам ягнят второй генерации, в чем конкретно эта зависимость выражается. По этим ягнятам имелись данные об их весе при рождении, второе взвешивание было проведено одновременно с взятием мазка крови, когда ягнята были в возрасте 40—50 дней.

Таблица 7

Среднесуточный привес ягнят в зависимости от размеров эритроцитов

Показатели	Одинцы-ярочки, у которых диаметр эритроцитов		Двойни			
			ярочки, у которых диаметр эритроцитов		баранчики, у которых диаметр эритроцитов	
	ниже среднего по группе	выше среднего по группе	ниже среднего по группе	выше среднего по группе	ниже среднего по группе	выше среднего по группе
Число ягнят	14	13	7	4	5	6
Диаметр эритроцитов (в μ)	4.96	5.32	5.3	5.46	5.04	5.51
Среднесуточный привес в течение 1.5 мес. (в г) . .	264±9	298±5	239	253	298	314

Из таблицы, таким образом, следует, что ягнята с более крупными эритроцитами имели и лучший среднесуточный привес, причем по наиболее многочисленной по своему составу группе эта разница в суточном привесе составляет 34±10.3 г, т. е. весьма ощутительна по своей абсолютной величине и вполне достоверна статистически (разница превышает свою ошибку в 3.3 раза).

Обобщая все эти данные, мы вправе сделать заключение, что живой вес взрослых овец, среднесуточный привес ягнят определенным образом связаны с окислительной способностью их крови и

общей поверхностью эритроцитов в единице объема крови. Чем лучше выражены эти гематологические показатели, тем лучше, при прочих равных условиях, растут ягнята, тем большим весом отличаются овцы во взрослом состоянии. Это находит свое физиологическое объяснение в том, что лучшая дыхательно-окислительная способность крови обусловливает более интенсивный обмен веществ, а следовательно, и более энергичный рост организма (мы здесь не затрагиваем вопроса об откорме — ожирении, поскольку это — явление, совершенно отличное от процесса роста, в обычном его понимании). И, с другой стороны, на основании работ проф. Збарского ([32]), можно предположить, что большая поверхность эритроцитов в единице объема крови обеспечивает лучшее использование некоторых продуктов распада белков и быстрое освобождение организма от вредных токсинов.

Характер собранных нами материалов позволил выяснить некоторые закономерности по вопросу о связи гематологических показателей и с шерстной продукцией (настриг) овец. Наиболее рельефно настриг шерсти оказался связанным с числом эритроцитов; в отношении гемоглобина и размеров эритроцитов не удалось установить четкого характера их связи с шерстной продукцией. В следующей таблице (табл. 8) представлены различия в весеннем настриге шерсти

Таблица 8

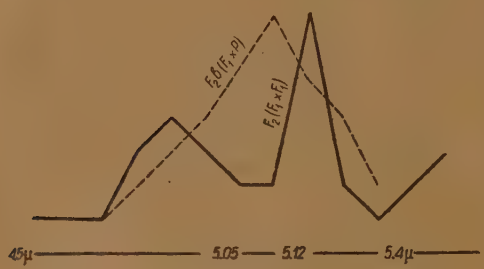
Настриг шерсти овец и количество эритроцитов

Группы животных	Настриг шерсти (в кг) у овец, число эритроцитов которых			
	ниже среднего для данной группы		выше среднего для данной группы	
	n	M ± m	n	M ± m
Матки ч/п. вюртемб. . .	4	2.82 ± 0.36	9	3.6 ± 0.23
» метисы F_2b . .	4	1.85	3	2.12
» » F_1 . .	4	1.6	3	2.03
Ярки-годовики F_2b . .	4	1.98	3	2.25

в зависимости от числа эритроцитов в 1 cmm крови, т. е. по всем породным группам оказалось, что овцы с большим числом эритроцитов в 1 cmm крови дали и больший настриг шерсти в сравнении с овцами, менее богатыми по числу эритроцитов. К сожалению, это положение, отмеченное, правда, для всех породных групп, базируется на небольшом количестве сравниваемых животных и математи-

чески поэтому не вполне достоверно. Но оно все же позволяет предположить, что, в пределах одной породы, животные с большим числом эритроцитов склонны, при прочих равных условиях, производить больше шерсти, чем овцы, более бедные по числу эритроцитов в их крови. Однако, повторяем, наш материал по этому вопросу численно еще недостаточен и дополнительная проверка вполне целесообразна.

Вопрос об использовании гематологических показателей в селекционных целях, естественно, упирается в то, насколько эти показатели обусловлены наследственными задатками. За наследственную обусловленность показателей крови говорят в первую очередь значительные межпородные различия по ним в пределах одного вида животных. Такие межпородные различия установлены сейчас у лошадей, крупного рогатого скота, овец, кур ([7]) и т. д. Появились указания о доминировании в скрещиваниях мелких эритроцитов над крупными ([3, 8, 11]). Весьма интересные данные о наследственной обусловленности степени содержания гемоглобина, числа эритроцитов и отдельных типов лейкоцитов получили недавно на кроликах Rohsan, Pearce and Hu ([31]). Они установили следующие коэффициенты корреляции по показателям крови между парами кроликов одного помета (по 41 паре): по гемоглобину $r = 0.712 \pm 0.079$, по числу эритроцитов 0.684 ± 0.085, по общему числу лейкоцитов 0.547 ± 0.11, по числу лимфоцитов 0.699 ± 0.082 и т. д. Такие высокие коэффициенты корреляции по показателям крови между родственниками не могут вызывать сомнений в наследственной обусловленности этих показателей.



По нашим данным удалось подтвердить наследственную обусловленность величины эритроцитов двумя путями. Во-первых, средние размеры эритроцитов ягнят от разных баранов отличались друг от друга. Например, средний диаметр эритроцитов ягнят-одинцов от барана № 4 был равен 5.22 μ, а от барана № 9 5.04 μ. Совершенно аналогичные различия по этим же баранам получены и по их ягнятам, родившимся в числе двоен. И, во-вторых, кривая распределения по величине эритроцитов группы ярок (27 голов) генетического F_2 (т. е. полученных от скрещивания между собой метисов F_1) оказалась явно двувершинной, в то время как у исходных в данной комбинации породных групп, а также и у метисов F_1 кривая распреде-

ления животных по величине их эритроцитов совершенно нормальная (см. фигуру). Это специфическое расщепление именно в генетическом F_2, конечно, не случайно, оно также говорит о наследственной обусловленности размеров эритроцитов. К сожалению, из-за недостатка числа родственников среди обследованных нами овец мы не в состоянии сказать что-либо еще о природе наследственной обусловленности гематологических показателей.

Все перечисленное позволяет признать, что окислительные качества крови имеют определенное отношение к продуктивности овец и что дальнейшее изучение этих вопросов должно безусловно помочь оценке конституциональных и племенных качеств животных.

Выводы

Результаты нашего исследования (анализы проведены в период времени между 25/IV и 20/V 1936 г., кровь для анализа бралась из уха по утрам до выгона на пастбище) содержания гемоглобина, числа и размеров эритроцитов в крови вюртембергских, местных горских гунибских овец и метисов между ними, находившихся в одинаковых условиях содержания в прикаспийской низменности Дагестана, позволяют сделать следующие выводы:

1. Наивысшие показатели по гемоглобину и числу эритроцитов имеют новорожденные ягнята. В возрасте 7—14 дней эти показатели резко падают. Однако у ярок в возрасте 40—50 дней и 1 года они вновь увеличены и по абсолютному своему выражению много выше, чем у взрослых маток. У овец, а также и у небольшого количества исследованных коз, наиболее крупными по своему размеру эритроцитами обладает молодняк при рождении, в дальнейших возрастах размер эритроцитов уменьшается. Однако у взрослых маток размер эритроцитов несколько крупнее, чем у годовалых ярок. Все это позволяет утверждать, что у молодняка овец, с его высокой энергией роста, окислительная способность крови, связанная с обменом веществ, более высокая, чем у взрослых.

2. Половой диморфизм по размеру эритроцитов на молодых ягнятах выражен слабо; у взрослых овец и коз половой диморфизм по этому признаку значителен: эритроциты самцов на 0.3 μ мельче, чем эритроциты самок; козлы-кастраты по размерам своих эритроцитов занимают промежуточное положение между козлами-производителями и козами.

3. В одинаковых условиях содержания вюртембергские овцы, вдвое превышающие по живому весу местных гунибских овец Дагестана, имеют кровь с более высоким содержанием гемоглобина, с большим числом эритроцитов в 1 cmm и более крупными эритроцитами. При вычислении по этим показателям общей окислительной поверхности в 100 cmm крови преимущество вюртембергов по окис-

лительной способности крови становится особенно наглядным: 87.1 м² у вюртембергов против 70.6 м² у гунибских. Метисы, как правило, по всем этим компонентам занимают промежуточное положение. Аналогичные межпородные различия имеют место и у годовалых ярок. Таким образом интенсивность окислительной способности крови в пределах группы овец, сходных по характеру своей продуктивности и темпераменту, находится в прямой связи с энергией роста и окончательными размерами тела во взрослом состоянии.

4. Внутри каждой исследованной породной группы взрослых маток и ярок-годовиков (чистопородные вюртемберги, метисы 1-й и 2-й генераций) те животные имели больший живой вес, у которых было более высокое содержание гемоглобина и число эритроцитов в 1 cmm. На группе в 10 голов вюртембергских ягнят, однородной в отношении пола и возраста, установлено, что те из них ко времени анализа (в возрасте 40—50 дней) имели более высокое содержание гемоглобина и число эритроцитов, которые имели больший вес при рождении и лучшее развитие в последующем.

5. Среди однополых двоен партнеры с меньшим весом при рождении, в сравнении с партнерами, родившимися более крупными, имели более низкое содержание гемоглобина, меньшее число и более мелких эритроцитов. Все эти показатели, вместе взятые, и создают у партнеров, родившихся более мелкими и продолжающими в первые месяцы своего развития отставать от крупнорожденных, меньшую окислительную поверхность единицы объема крови, а следовательно, и менее интенсивный обмен веществ.

6. Внутри каждой из всех разобранных нами породных групп, находящихся в племенных кондициях маток и ярок (чистопородные вюртемберги, местные и метисы), а также и по группе вюртембергских баранов-производителей установлено, что более крупные по живому весу животные имеют более крупные эритроциты, и наоборот, животным с мелким весом свойственны более мелкие эритроциты. Эта закономерность подтвердилась и по молодняку: суточный привес был выше у тех ягнят, эритроциты которых относительно более крупные.

7. Выявление связи шерстной продукции (настрига) с показателями крови, проведенное на 4 группах животных (в каждой из них количество животных было от 7 до 13 голов), показало, что овцы с большим числом эритроцитов в 1 cmm крови дали и больший настриг шерсти. Связь между шерстной продукцией и, с другой стороны, содержанием гемоглобина и размерами эритроцитов менее четкая.

8. Потомство отдельных баранов отличается друг от друга по размерам эритроцитов, однако выявить, как различия в показателях

крови соответствуют различиям в росте ягнят от отдельных баранов, не представилось возможным из-за небольшого количества полных анализов, приходящихся на потомство одного барана.

9. Кривая распределения по величине эритроцитов животных исходных пород и метисов 1-й генерации имеет вид нормальной кривой Гаусса-Лапласа. Лишь только среди годовалых ярок, полученных от скрещивания метисов F_1 между собой, т. е. среди генетического F_2, кривая имеет ясно выраженную двувершинность. Этот момент является дополнительным доводом в пользу наследственной обусловленности признаков крови.

10. Все перечисленное позволяет признать, что окислительные качества крови имеют определенное отношение к продуктивности овец и что дальнейшее изучение этих вопросов безусловно должно помочь в оценке конституциональных и племенных качеств животных.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
март 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

1 Акопян К. А., Диссертация (рукопись, Тимирязевская с.-х. академия), 1936.
2 Бляхер Л. Я., Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I, 1926.
3 Голенко, Диссертация (рукопись, тезисы. Аспирантура ВАСХНИЛ), 1936.
4 Джандиери И. и др., Труды Центральной зоотехнической станции НКЗ Грузии, вып. I, 1932.
5 Дюрст И., Основы разведения крупного рогатого скота, Сельхозгиз, 1936.
6 Зайцев В. И., Вестник Казанского ветеринарно-зоотехнического ин-та, № 1, 1931.
7 Зайцев В. И., Труды Казанского ветеринарно-зоотехнического ин-та, т. 44, 1934.
8 Иванова О. А., Биологический журнал, т. II, вып. 4—5, 1933.
9 Масленникова Е. И., Труды по динамике развития, т. V, 1929.
10 Самохвалова Г., Труды по динамике развития, т. VII, 1933.
11 Серебровский А. С., Сборник «Генетика домашней курицы», Москва, 1926.
12 Соколов М., Труды Сибирского научно-исследовательского ин-та животноводства, т. I, 1936.
13 Abderhalden und and., Pflüger's Archiv, Bd. 216, 1917.
14 Berndt Er., Wissenschaftl. Archiv f. Landw. Abt. B., Bd. 1, 1929.
15 Böttger Th., ZS. f. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie, Bd. 7, H. 1, 1926.
16 Cohnstein J., Archiv f. d. gesam. Physiol., Bd. 34, 1884.
17 Döppert, Deut. tierärzt. Wochenschr., Bd. 29, 1921.
18 Duerst J., Die Beurteilung des Pferdes, Stuttgart, 1929.
19 Fritsch G., Pflüger's Archiv f. d. gesam. Physiol., Bd. 181, 1920.
20 Gärtner R. und Heidenreich C., Züchtungskunde, Bd. 3, H. 5. 1928.
21 Götze R., ZS. f. Konstitutionslehre, Bd. IX, H. 3—4, 1923.
22 Kronacher und and., ZS. f. Züchtung B., Bd. 23, H. 3, 1932.
23 Kunde and oth., The Americ. J. of Physiol., v. 99, 1932.
24 Lange W., Zool. Jahrbüch. Zoologie und Physiol. der Tiere, Bd. 36, 1919.
25 Mansera M. and Reves N., Phillipp. Agric., Bd. 24, 1935.

[26] Müller M., Arb. d. Deut. landw. Gesel., H. 189, 1911.
[27] Nippert E., Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. 195, 1922.
[28] Oerum H., Ibidem, Bd. 114, 1906.
[29] Richter R., Zool. Jahrbüch. Abt. Physiol., Bd. 52, H. 3.
[30] Richter F., Kühn Archiv, Bd. 11, 1926.
[31] Rohsan P. and oth., The Journ. of Exper. Medicine, v. 60, Nr. 6, 1934.
[32] Sbarsky B. und and., Biochemische Zeitschrift, Bd. 155, 1925.
[33] Schäper W., Zeitschrift f. Züchtung B., Bd. 24, 1932.
[34] Schenkenbach H., Züchtungskunde, Bd. 1, H. 6, 1928.
[35] Schulz E., Fühlings landw. Zeitschr., Bd. 55, 1906.
[36] Sustschowa, Archiv f. Anatomie u. Physiol., Abt. Physiol., 1910.
[37] Turowski H., Dissert., 1908 (цитировано по Götze).
[38] Jakimoff und and., Monatshefte f. prakt. Tierheilkunde, Bd. 21.

H. F. KUSHNER. THE COMPOSITION OF THE BLOOD OF SHEEP IN CONNECTION WITH THEIR PRODUCTIVITY

SUMMARY

The great importance of haemoglobin, the number and surface of erythrocytes for the processes of respiration, oxidation, and metabolism in general, causes us naturally to investigate the relation these indices have to growth and productivity of animals.

The results of our investigation on Wurtembergian and local mountain (of Gunib) sheep and then hybrids (collective farm «Choh» in the name of Stalin, Dagestan) and also an examination from the literature permit data to state, that a high content of haemoglobin and large oxidating surfaces of erythrocytes in a unit of blood volume, conducing to more intensive metabolism, also provide for the more energetic growth of young sheep and the attaining of a more considerable weight by adult animals. We studied only animals that were of normal condition (the question of how much these indices of the blood are connected with the capability of the animal to fatten is quite a special question and requires a special study). On the other hand, the literature and our own data in part permit us to state, that these indices the haemoglobin content of the blood, the number and size of the erythrocytes are hereditary characters In favour of this there are: in the first place, diversities between different breeds with respect to these blood indices in all kinds of agricultural animals and the intermediate position of the interbreed hybrids; in the second place of a high correlation of these blood characters in the animals of the same litter; in the third place the diversities in the indices of blood of the descendants of different producers, and finally a quite definite binodal curve of the distribution of the sizes of erythrocytes of F_2 sheep, obtained from inbreeding among themselves hybrids of the first generation, while in the usual population the curve has quite a normal aspect.

A certain lability of these blood indices: their being influenced by external conditions, the dependance on feeding, the physiological condition of the organism itself (pregnancy, lactation, fatigue etc.), the influence of age, sex, etc. cannot invalidate the attempt to make use of these blood indices for the appraisal of the constitution and the breeding value of the animals. It is only important to study the rules governing these influences, in order to be able to distinguish conditions, where the comparison of animals is possible and where it is not. Of course, it would be naïve to think, that it would be possible to evaluate animals entirely by the blood indices or by some other individual organs or tissues of the animal. But the study of the connections of these internal characteristics of the organism with its productivity and constitution in addition to the usual zootechnical methods, can and must help us to obtain a more complete evaluation of an animal. The results of our investigation (the analyses were made between 25/IV and 20/V 1936, the blood for analysis was taken from the ear before driving to pasture) concerning the content of haemoglobin, the number and size of erythrocytes in the blood of Wurtembergian, local sheep of Gunib and then hybrids, which were kept under the same conditions in the Caspian lowlands of Dagestan, allow us to draw the following conclusions:

1. The new-born lambs have the most haemoglobin and the largest number of erythrocytes, but after 7—14 days after their birth these indices are reduced sharply. However, in the ewes 40—50 days and one year old they are increased again and are in their absolute magnitude much higher than those of adult females. In sheep and also the small number of investigated goats the young animals at the time of their birth have the largest erythrocytes at later ages the dimensions of erythrocytes diminish. But in adult females the size of the erythrocytes is somewhat larger than in of the yearling ewes. This allows us to state, that in young sheep with their high energy of growth the oxidising ability of blood, connected with metabolism, is higher, than that of the adult sheep.

2. Sexual dimorphism in the size of erythrocytes of young lambs is feebly expressed; in adult sheep and goats the sexual dimorphism of this characteristic is larger: the erythrocytes of males are 0.3 μ smaller than erythrocytes of females; castrated male goats take an intermediate position concerning the dimensions of their erythrocytes between the normal male and female goats.

3. Under the same conditions of maintenance the Wurtembergian sheep, whose living weight is twice as high as that of the local sheep of Gunib in Dagestan, have the blood with higher haemoglobin content, with larger number of erythrocytes per mm^3 and with larger erythrocytes. Calculations of the total oxidising surface in 100 c. c. of blood by these indices show that the advantage of the Wurtembergians

with respect to the oxidising capacity of their blood is particularly obvious: 87.1 sq. meters in the Wurtembergians against 70.6 sq. meters in the Gunibians. Hybrids as a rule, take an intermediate position with respect to all these components. Analogous interbreed differences are found also in the yearling ewes. Thus, the intensity of the oxidising capacity of blood in a group of sheep, similar in productivity and temperament, is directly connected with the energy of growth and the final size of the body of the adults.

4. Within each investigated group of breeds of adult females and yearling ewes (pure-bred Wurtembergians, hybrids of the first and second generations) those animals had greater living weights, which had more haemoglobin and larger numbers of erythrocytes in 1 cmm. In a group of 10 head of Wurtembergian lambs, homogeneous with respect to sex and age, it was stated, that those had higher contents of haemoglobin and larger numbers of erythrocytes at the time of analysis (at the age of 40—50 days) which had a higher birth weight and better development afterwards.

5. Between unisexual twins, partners with lower birth weights as compared with their partners, had lower haemoglobin contents, fewer and smaller erythrocytes. All these indices taken together show that in the partners, that were small at birth and which in the first months of their development lagged behind those born larger have smaller oxidising surfaces in one unit of blood volume, and consequently a less intensive metabolism.

6. Within each of the groups which we investigated adult an yearling females (true-bred Wurtembergians, local sheep and their hybrid) and also a group of Wurtembergian rams, those animals whose living-weight is higher, than that of the others, have bigger erythrocytes, and the animals with lower weights have smaller erythrocytes. This rule was also proved in young sheep: daily increase in weight was higher in those lambs, whose erythrocytes were relatively larger.

7. The determination of the connection of wool-production (cut fleece) with the blood indices, which was carried out for four groups of animals (in each of them were from 7 to 13 sheep) showed that sheep with more numerous erythrocytes in 1 mm^3 of blood gave more fleece. The connection between the wool-production and the haemoglobin content and the size of the erythrocytes is not clear.

8. The progeny of individual rams differ from each other in the size of the erythrocytes, but it was not possible to determine how the differences in the blood indices correspond to differences in the growth of lambs from individual rams because of the small number of complete analyses carried out on the progeny of each ram.

9. The curve of distribution of the size of erythrocytes in the origi-

nal breeds as well as in the hybrids of the first generation has the form of a normal curve of Gauss-Laplace. Only for yearling ewes of F_2 got from inbreeding of F_1 hybrids the curve has a distinct bimodal character. This fact is a supplementary argument in the favour of the hereditary nature of the blood characters.

10. All the above shows that the oxidising properties of blood have a definite relation to the productivity of sheep, and that further study of these questions must greatly help in the evaluation of constitutional and breeding qualities of animals.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. В. ПОПОВ

ГИНАНДРОМОРФИЗМ И ЭФФЕКТ ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ КАСТРАЦИИ (СТИЛОПИЗАЦИИ) У *HALICTUS EURYGNATHUS* BLÜTHGEN (*HYMENOPTERA, APOIDEA*)

(*Представлено академиком* С. А. Зерновым)

Описывая и анализируя гинандроморфный стилопизированный экземпляр самки *Halictus eurygnathus* Blüthg., автор доказывает, что все многочисленные морфологические изменения, испытанные хозяином, можно отнести за счет механического и физиологического (секреторного) воздействия паразита. Описанный случай имеет значительный интерес, так как показывает, вопреки свидетельству большого количества литературных данных, что воздействие паразита *Strepsiptera* на самку у пчелиных не всегда сводится лишь к обычному слабому эффекту паразитической кастрации. Появление же элементов гениталия самца на жалоносном аппарате самки под влиянием стилопизации ставит знак равенства между мозаичным гинандроморфизмом и эффектом паразитической кастрации в их внешнем проявлении.

Гинандроморфизм среди пчелиных известен довольно давно и отдельные случаи его неоднократно описывались рядом авторов. К настоящему времени различные типы гинандроморфов — сагиттальные (латеральные), трансверзальные, фронтальные и мозаичные (смешанные) — указаны для родов *Prosopis, Sphecodes, Halictus, Andrena, Macropis, Xylocopa, Eucera, Tetralonia, Anthophora, Bombus, Nomada, Trigona, Apis, Anthidium, Dianthidium, Trachusa, Osmia, Megachile, Chalicodoma* и *Coelioxys*. Dalla Torre und Friese (1898, работа мне не известна), G. Enderlein (1913), F. Stöckhert (1924) и T. B. Mitchell (1928) дали исчерпывающие сводки или обзорные статьи. Немногие материалы были добавлены с тех пор. Среди рода *Halictus* известны гинандроморфы только для следующих видов: фронтальные гинандроморфы *H. lativentris* Schek. (decipiens Perk.) (Stöckhert, 1924) и *H. tumulorum* L. (Hohndorf, 1931), латеральный *H. calceatus* Scop. (Crévecoeur et Walsche, 1929) и мозаичный *H. malachurus* K. (Stöckhert, 1924). Принимая во внимание необычайно богатый видовой состав рода, насчитывающего не одну тысячу видов, широкое его распространение, обнимающее все части света, и обилие обычных часто встречающихся видов, количество описанных гинандроморфов является крайне незначительным.

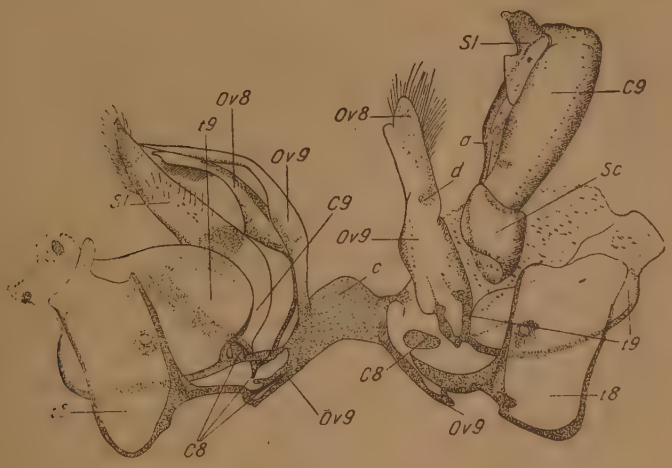
Среди небольшой коллекции пчелиных, собранной В. В. Редикорцевым в Мордовском государственном заповеднике осенью 1936 г., был обнаружен ненормальный, стилопизированный и, как показало исследование, чрезвычайно интересный экземпляр самки *Halictus eurygnathus* Blüthg. (*H. quadricinctus* Kirby nec F., *H. tetrazonius* auct. pro parte nec Klug), взятый 17/VIII. Как известно, самки этого вида неотличимы морфологически от самок *H. simplex* Blüthg., но наличие ряда самцов первого вида, собранных почти одновременно с самками, позволило безошибочно отнести ее к первому виду, что хорошо согласуется и географически, так как второй вид более обычен на юге и в пределах средней Европы встречается лишь единично.

Паразит, определенный Д. А. Оглоблиным как *Halictoxenos* (sp. n.?) (*Strepsiptera*), был виден между сегментами 4 и 5 справа; тело его доходило до основания сегмента 2.

Форма головы и брюшка и общие очертания тела гинандроморфного экземпляра *H. eurygnathus* совершенно типичны для самки. Усики занимают промежуточное положение между нормальными усиками обоих полов. Рукоять заметно толще и короче, чем у самки, явственно длиннее и тоньше, чем у самца, достигает приблизительно лишь срединного поля срединного сегмента; 2-й членик жгутика почти вдвое короче своей ширины на вершине, 3-й в $1^1/_2$ раза и все последующие в $1^1/_3$ раза длиннее своей ширины, явственно бусовидные, значительно, как у самца, вздутые посредине; последний, 13-й членик короткий, почти равный своей ширине при основании, слабо отграниченный от 12-го, особенно на правом усике, и совершенно не отграниченный сверху. Наличник при основании с желтым пятном, развитым почти до нормального для самца предела на левой половине. Крыловые крышечки светложелтые, как у самца. Лапки первой и второй пар ног почти подобны по форме лапкам нормальной самки, только 1-й членик едва уже, приближаясь по форме к 1-му членику лапок самца; все членики светложелтые, покрытые значительно более редкими, чем у самки, и более густыми, чем у самца, волосками. Задние ноги почти подобны нормальным ногам самца, но 1-й членик несколько шире и короче, чем у самки, и вся нога более волосиста, чем у нормального самца. Пунктировка тергитов брюшка в средней части и по вершинным вдавленным краям едва разгонистей, чем у нормальной самки, промежутки между точками равны в среднем одному их диаметру (у самки $^3/_4$) и едва меньше. Стерниты — в немногочисленных и частично собранных в группы, крупных волосконесущих точках с длинными волосками, на остальном пространстве покрыты более нежной пунктировкой со значительно более короткими и нормальными для самца волосками.

Значительные изменения претерпел жалоносный аппарат (фиг. 1),

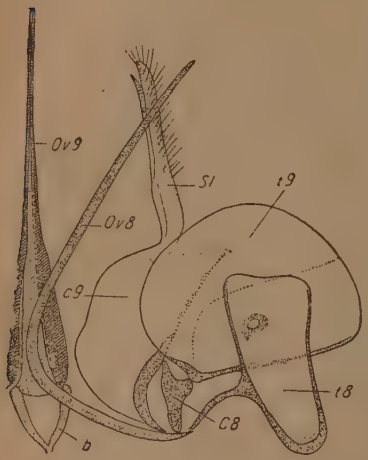
нормальное для этого вида строение которого показано на фиг. 2. Квадратная пластинка — последняя, несущая стигму (t8), несколько расширена против нормального и имеет форму почти правильного параллелограма с округлым дорзальным углом и скошенным передним краем; отношение длины к ширине равно 6:3; правая и левая пластинки почти тождественны. В нормальном состоянии квадратная пластинка (фиг. 2, t8) имеет более узкую, широко округлую при ос-



Фиг. 1. Жалоносный аппарат гинандроморфа *Halictus eurygnathus* Blüthg. в развернутом виде с вентральной стороны. *t8* — квадратная пластинка (тергит сегмента 8); *c8* — треугольная пластинка (стернит сегмента 8); *t9* — продолговатая пластинка (тергит 9); *c9* — стернит сегмента 9; ovipositor сегмента 8; *Qv9* — ovipositor сегмента 9; *sl* — придаток стернита 8; *Sc* — половина cardo (subcosta) самца; *a*, *d* — элементы volsella (пластинки *t9*); *c* — элементы дужки желобка и базальной части последнего

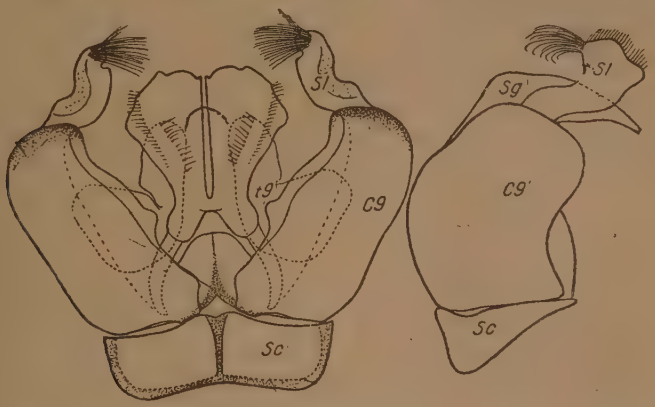
новании форму, при отношении длины к наибольшей ширине 5.5 : 2.5. Отросток, которым квадратная пластинка прикрепляется к треугольной (c8), нормально очень тонок и слабо изогнут; на левой стороне стилопизированного экземпляра он почти близок к норме, будучи лишь едва расширен при основании, на правой половине он значительно расширен, изогнут и несет небольшой пальцеобразный вырост, выдающийся за краевую рамку тергита. Треугольная пластинка или угольник (8) в нормальном состоянии является сильно хитинизованной, сильно вытянутой небольшой пластинкой, к вершинам которой прикрепляются основные ovipositor 8 и угловатый выступ продолговатой пластинки (c9), от середины которой дорзально отходит довольно сильный угловатый выступ для прикрепления пластинки тергита 9 (t9). У гинандроморфа правый угольник представлен в виде несколько уменьшенного овального, сильно хитинизованного

тела, лежащего среди слабо хитинизованной соединительной перепонки; вероятно, часть материала его пошла на добавочное утолщение соединительного отростка t8. Левый угольник не существует как единое целое; элементы его можно видеть в небольшом треугольном участке, соединенном с угловатым выступом t9 и отходящим от первой перемычки к ovipositor 9, а также в дополнительной перемычке, отходящей параллельно основанию ov9 от отростка t8. Пластинка t9 нормально широко округлая, несколько угловатая на вершинном дорзальном углу и выступе в месте прикрепления с c8; отношение длины к ширине равно 6.5:4.5; приблизительно от углового выступа при основании поперечно и с половины ширины продольно тергит поделен слабо утолщенной хитиновой полоской. Левая пластинка t9 гинандроморфа почти близка к нормальной, будучи едва меньше и короче, при отношении длины к ширине 6:4 и без ясной хитиновой полосы посредине. Правая пластинка t9 сильно сужена, округлая, без заметного угловатого выступа, но с добавочным, несколько более хитинизованным полем на вершине и почти прямой срединной хитиновой полосой; отношение длины к ширине (без добавочного поля) 5:2. Продолговатая пластинка (c9) нормально сильно вытянутая (отношение длины к ширине 5.5:2.5), загнутая и заостренная при основании и на вершине, с прямым дорзальным, узко утолщенным краем, лишь слабо выдающимся в месте прикрепления к треугольной пластинке; вентральный край широко округлый; вершина несет узкий и длинный, зачерненный в вершинной половине волосистый придаток (s1). Левая продолговатая пластинка гинандроморфа значительно укорочена и расширена (отношение длины к ширине 4:3), гораздо значительнее расширения при основании и на вершине дорзально и со значительно более широким краевым утолщением; придаток (s1) значительно, раза в четыре против нормального, утолщенный, сильно округло хитинизованный при основании и несущий короткие разбросанные волоски посредине и ресницу более густых и длинных по дорзальному краю на вершине. Правая продолговатая пластинка гинандроморфа (t9) совершенно не выражена; на месте ее в соединительной перепонке свободно лежат значительно сокращен-



Фиг. 2. Правая половина жалоносного аппарата самки *H. eurygnathus* Blüthg. в развернутом виде с вентральной стороны. *t8* — квадратная пластинка; *c8* — угольная пластинка; *t9* — продолговатая пластинка; *c9* — пластинка стернита 9; *s1* — ее придатки; *Ov8* — ovipositor 8; *Ov9* — ovipositor 9; *b* — дужка ovipositor 9

ные половина cardo (Sc), stipes c9 и squama (Sc) самца. У нормального самца (фиг. 3) cardo (Sc) с дорзальной стороны является широким, почти на всем протяжении параллельносторонним полукольцом, почти в 4 раза по ширине превышающим свою длину, со срединным продольным сильно хитинизованным швом и утолщенными базальными краями; с вентральной стороны cadro почти не выражено. У гинандроморфа правая половина cardo (Sc) развита почти нормально, но образует самостоятельное целое, постепенно сокращаясь



Фиг. 3. Копулятивный аппарат самца *H. eurygnathus* Blüthg. дорзально (слева) и латерально (справа). *Sc* — cardo (subcosta); *c9* — stipes (пластинка стернита 9); *sl* — squama (придаток пластинки *c9*); *Sg* — sagitta (парапенниальные выросты); *t9* — volsella (пластинка тергита *t9*)

вентрально, гораздо более постепенно, чем у нормального самца. Нормальные stipites (forceps или valva externa, c9) представляют массивное образование, значительно расширенное дорзовентрально и слабо С-образно загнутое вентрально, с плоской, широко округлой вершиной; отношение длины и ширины stipes равно дорзально 2 : 1 и латерально 3 : 2. У гинандроморфа stipes заметно менее мощный, приблизительно на $^1/_4$—$^1/_5$ короче и на $^2/_3$ уже нормального; с внутренней стороны он несет посредине небольшое асимметричное дугообразное утолщение (a), местоположение которого наводит на мысль, что это есть часть видоизмененного основного членика volsella (t9). Нормальная squama (фиг. 3) — пластинка неправильной формы, слабо S-образно изогнутая, более или менее округло расширенная на вершине, несколько утолщенная по дорзальному краю и несущая на вершине дорзально пучок длинных и спереди ресницу более коротких волосков. У гинандроморфа squama несколько смещена медиально и представляет собою небольшую треугольную пластинку, переходящую в сильно хитинизованный пальцеобразный вырост. Нормальное жало собственно состоит (фиг. 2) из пары очень длинных и тон-

ких, под прямым углом на базальной трети загнутых стилетов (ov8) и сросшихся вместе стилетов ovipositor 9, образующих сильно хитинизованный и значительно расширенный в основной половине желобок, в нормальном состоянии в который вложены стилеты ov8; при основании желобка прикреплена его дужка (b). У гинандроморфа эта часть понесла наибольшие изменения. Дужка желобка и базальная часть последнего представлены небольшой неправильной формы пластинкой (c) и слитыми с нею базальными частями ov8 и хорошо развитой остальной частью левого ov9, который несколько расширен в средней части, более заострен на вершине и заметно короче нормального. Левый стилет ov8 оторвался от остатков желобка ov9 и, значительно сократившись, сочленен с пластинкой c9, от места прикрепления которой с угольником он отходит узкой, гораздо у́же, чем нормально, пластинкой, неожиданно угловато расширяясь приблизительно на половине своей длины и затем постепенно сужаясь к копьевидно заостренной вершине, несущей по дорзальному краю ряд довольно коротких волосков.

С правой стороны вершинные части ovipositores 8 и 9 испытали другую судьбу: они совершенно оторвались от основания и слились вместе, образуя неправильной формы продолговатое образование (фиг. 1, ov8, ov9, d), двурасщепленная вершина которого, несущая справа длинные волоски и в средней части продолговатый хитинизованный участок (d), в котором также можно видеть остатки видоизмененного основного членика volsella, и основание, состоящее из двух сильно хитинизованных узких пластинок, слитых вместе и друг с другом и с основанием пластинки t9, позволяют без труда различать оба составляющих его компонента.

Таким образом изменения претерпели как части, относимые морфологически к сегменту 8 (c8 и t8), так и особенно сегмента 9 (c9 и t9); разрывы испытали левый и правый c8, правые ovipositores 8 и 9 и неправильные сращения c8, ov8 и ov9, правый t9. Интересно отметить, что, несмотря на сильное изменение частей собственного жала, исключающее всякую возможность его функционирования, ядовитая железа (резервуар), поскольку об этом можно судить по сухому экземпляру, была развита совершенно нормально.

С точки зрения гомологизации элементов копулятивного аппарата обоих полов случаи гинандроморфизма имеют исключительный интерес (Кузнецов, 1916). Гинандроморф *H. eurygnathus*, однако, не дает в этом отношении ничего нового. Левый коксоподит 9 самки отвечает, в полном согласии с данными сравнительной морфологии, правому коксоподиту самца, состоящему из cardo (subcosta), stipes и squama. Левый телеподит 2 самки (t9) отвечает, вероятно, не только уменьшенной правой пластинке t9 самки, но и хитиновым участкам (a и d) видоизмененной volsella в stipes и в том продолго-

ватом образовании, состоящем из частей ovipositores 8 и 9, в котором вряд ли можно видеть гомолог парапенниальных выростов самца, так называемых sagittae, хотя это и казалось бы вероятным, если основываться на местоположении последних.

Хотя до сих пор было описано довольно значительное количество гинандроморфов, описание их в громадном большинстве случаев ограничивалось лишь перечислением внешних признаков. Только в четырех случаях, насколько я знаю, было изучено строение копулятивного аппарата: v. Engelhardt (1914) и E. Mehling (1915) у *Apis mellifera*, H. Bischoff (1925) у *Anthophora retusa* и H. Bischoff und W. Ulrich (1929) у *Chalicodoma muraria*. Последняя работа наиболее обстоятельна и совершенна. Гинандроморф *Anthophora retusa* не представляет особого интереса, так как имеет нормальный копулятивный аппарат самца. У латерального гинандроморфа *Chalicodoma muraria* левая сторона несет половины стернитов 7 и 8 и нормальную половину копулятивного аппарата самца, левая — нормальную половину жалоносного аппарата самки. У гинандроморфа *Apis mellifera* (Engelhardt, 1914) левая сторона несет нормальную половину копулятивного аппарата самца и правая — гениталий самки. Наконец, у одного из гинандроморфов (Zwitter), домашней пчелы (Mehling, 1915) налицо полный, но несколько уменьшенный в размере мужской копулятивный аппарат и плюс квадратная пластинка (8), угольник (c8) и стилеты (ov8) жалоносного аппарата самки; таким образом в этом случае сегмент 8 женский, а сегмент 9 — мужской. Интересно, что два последних случая относятся к мозаичным гинандроморфам, к которым, несомненно, принадлежит описанный гинандроморф *H. eurygnathus*. Однако изменения, испытанные сегментами 8 и 9, здесь несколько иные. Это — правильное продольное (*Chalicodoma muraria*, *Apis mellifera*) или правильное поперечное (*Apis mellifera*) деление. Гинандроморф *H. eurygnathus* имеет неполное продольное и неполное поперечное деления, причем и справа и слева элементы жалоносного аппарата не являются нормальными, особенно части сегмента 8; ненормальны и единственно симметрично изменившиеся части t8. Следует отметить, что, например, Н. Я. Кузнецов (1916, 1926) привел несколько случаев мозаичного размещения признаков обоих полов в копулятивном аппарате гинандроморфов некоторых чешуекрылых. Но во всех этих примерах не наблюдалось ни случаев разрывов, ни случаев неправильных сращений элементов отдельных частей (сегментов). Вся сумма изменения, происшедшего у гинандроморфа *H. eurygnathus*, носит следы как бы двух причин: 1) грубо механического воздействия паразита и 2) более общего и слабого физиологического (секреторного) его влияния — паразитической кастрации. Именно, комбинацией действия этих причин и можно объяснить всю силу эффекта стилопизации.

Паразитическая кастрация у пчелиных, преимущественно у рода *Andrena*, была исследована рядом авторов, начиная с J. Pérez (1886), обстоятельная работа которого справедливо считается классической; Geoffrey Smith and A. H. Hamm (1914) и R. C. L. Perkins (1918) тщательно переисследовали вопрос и привели много нового, хорошо изученного материала. Эффект стилопизации (или интерсексуализма), независимо от видовой специфичности хозяина и паразита, у пчелиных приводит во всех случаях более или менее сильного поражения к появлению ряда определенных признаков, выраженных, однако, относительно слабо. У самок это будет в первую очередь редукция собирательного аппарата, частичное изменение характера и окраски волосяного покрова, пунктировки тергитов, формы усиков, лапок и т. д.; вследствие нарушения секреторной деятельности самка приобретает ряд признаков, присущих самцу (окраска, форма ног и т. д.); наблюдается иногда кастрация и угнетение генитальной системы и уменьшение размеров жалоносного аппарата. Последнее случается крайне редко и фактически отмечено только для *Andrena convexiuscula* (Pérez, 1886). Если исключить повреждения генитальной системы, которая обычно страдает несимметрично, механически и именно с той стороны, где находится тело паразита, все остальные признаки стилопизации появляются, как правило, симметрично. Наличие их, следовательно, обусловлено изменениями секреторной деятельности. Анализ гинандроморфа *H. eurygnathus* показал, что, за исключением строения жалоносного аппарата, все остальные изменения являются симметричными и обычными для стилопизованных пчелиных; более того, изменения t8 также симметричны и лишь только части копулятивного аппарата самца на жалоносном аппарате самки возникли несимметрично и именно с той стороны, где находился паразит. Таким образом, несмотря на всю глубину этих изменений, все их можно отнести на счет стилопизации. Perkins (1918) справедливо заметил, что реакция отдельных видов на стилопизацию может быть различна. Не стоит говорить о том, как различно иногда реагируют особи одного и того же вида на заражение в зависимости от многих причин (положения паразита, его пола и т. д.). Характерно, что у *Andrena convexiuscula* стилопизация приводит к изменениям и в копулятивном аппарате зараженных самцов и в жалоносном аппарате зараженных самок; возможно, что такая реакция носит видовой характер. Повидимому, это имеет место и у *H. eurygnathus*. Для утверждения этого требуется значительный дополнительный материал. Эффект стилопизации у *H. eurygnathus* достигает здесь своего максимума и, ведя к появлению некоторых новых признаков (изменение формы пластинок t8), по существу, в своем внешнем выражении, ставит знак равенства между мозаичным гинандроморфизмом и эффектом паразитической кастрации (стилопизации).

ЛИТЕРАТУРА

[1] Bischoff H., Zur Kenntnis gynandromorpher Hymenopteren, Verh. III. Intern. Entomol. Kongress, Zürich, 1925 (1926), 11 : 291—295.

[2] Bischoff H. und Ulrich W., Über einen Gynander der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Retz.), ZS. Morphol. Oekol. Tiere, A, 15, H. 1—2, 1929 : 213—261.

[3] Crévecoeur Ad. et de Walsche J., Description de trois Hyménoptères gynandromorphes ou monstrueux, Bull. et Ann. Soc. Ent. Belgique, 69, 1929 : 37—39.

[4] Dalla Torre K. W. und Friese H., Die hermaphroditen und gynandromorphen Hymenopteren, Ber. Naturw. Med. Ver. Innsbruck, XXIV, 1898.

[5] Enderlein G., Ein hervorragender Zwitter von Xylocopa mendozana aus Argentinien. Stett. Ent. Zg., 74, 1913 : 124—140.

[6] Engelhardt V., Über den Bau der gynandromorphen Bienen (Apis mellifica L.), ZS. wiss. Insektenbiol., X, 1914 : 161—167; 215—222.

[7] Hohndorf A., Ein frontaler Zwitter von Halictus tumulorum L., Mitt. Deutsch. Ent. Ges., 2, 1913 : 25.

[8] Кузнецов Н. Я., К морфологии полового аппарата у чешуекрылых. Несколь ко случаев гинандроморфизма, Русск. энтом. обозр., XVI, 1916 : 151—191.

[9] Kusnezov N. J., The morphology of the copulatory structures in some cases of gynandromorphism in Lepidoptera, Biol. Bull. Wood's Hole, LI, Nr. 4, 1926 : 245—256.

[10] Mehling E., Über die gynandromorphen Bienen des Eugsterschen Stockes, Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg, N. F., XLIII, Nr. 5, 1915 : 171—236.

[11] Mitchell T. B., Sex anomalies in the genus Megachile, with description of new species (Hymenoptera, Megachilidae), Trans. Amer. Ent. Soc., LIV, 1928 : 321—383.

[12] Pérez J., Des effets du parasitisme des Stylops sur les apiaires du genre Andrena, Actes Soc. Linn. Bordeaux, XL, 1886 : 21—60.

[13] Perkins R. C. L., Further notes on Stylops and stilopized Bees, Ent. Mo. Mag., LIV, 1918 : 115—129.

[14] Smith Geoffrey and Hamm A. H., Studies in the experimental analysis of sex. II. On Stylops and stylopization, Quart. Journ. Microsc. Sci., N. S., 60, p. 3, 1914 : 435—461.

[15] Stöckhert F. K., Über Gynandromorphie bei Bienen und die Beziehungen zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren der Insekten, Arch. f. Naturg., 90, A. H. 2, 1914 : 109—131.

V. V. POPOV. GYNANDROMORPHISM AND EFFECT OF STYLOPIZATION IN *HALICTUS EURYGNATHUS* BLÜTHGEN (*HYMENOPTERA, APOIDEA*)

SUMMARY

The author describes the effect of stylopization on a female of *Halictus eurygnathus* Blüthg. The specimen was taken by Dr. V. Redikorzev at the Mordvinian State Reservation near the city Temnikov. The external changes due to stylopization in *H. eurygnathus* are more or less common, but rather strong (structure of antennae, that of polligerous apparatus, colour of legs, character and colour of the body hairs, etc.). There are also very large and sharp changes in the structure of the female genitalia (fig. 1), which contain some elements of those of the male at the right side of the body, where the body of the parasite has been situated. Careful examination of these changes in the structure of the genitalia (tining of left and right c8, right ovipositors 8 and 9;

abnormal knitting of left and right c8, ovipositors 8 and 9, right 9) clearly shows that they all are due to stylopization. From this point of view these changes are uncommon and the effect of stylopization in the specimen of *H. eurygnathus* unusually strong. As already shown by various authors (J. Pérez, G. Smith and A. Hamm, R. C. L. Perkins etc.) the effect of stylopization is rather weak. Practically only Pérez (1886) records one case of slight damage of the genitalia of *Andrena convexiuscula* due to stylopization. The specimen of *H. eurygnathus* clearly shows that there are no distinct quantitative differences between the case of mosaic gynandromorphism and the effect of stylopization in their display.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Я. БАЗИКАЛОВА

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ГЛУБИННОЙ ФАУНЕ *AMPHIPODA* БАЙКАЛА

Автор, отмечая крайнюю скудость сведений о глубинной фауне Байкала, описывает две новых глубинных формы, из которых первая является представителем особого рода *Polyacanthisca* n. g., и выясняет их значение.

Летом 1935 г. Байкальской лимнологической станцией производилось комплексное изучение средней глубинной впадины Байкала в области Академического подводного хребта, проходящего с о. Ольхона на Ущканьи острова и разделяющего северную и среднюю впадины от северной впадины в южной ее части; впервые в этом районе производились глубинные драгировки, которые до сего времени планомерно велись БЛС лишь в южной впадине; глубинная фауна северной и средней впадин была известна очень неполно; в частности, сведения о глубинной фауне *Amphipoda* последних двух впадин мы имеем лишь из работы В. К. Совинского ([3]), в списках которого приводятся почти одни и те же формы для всех впадин, за исключением *Abyssogammarus leptocerus* Dyb. и *A. kusnezowi* Sow., отмеченных только для южной впадины, и *A. calceolatus* Sow. и *A. gracilis* Sow. только для средней. Однако, несмотря на небольшое сравнительно количество глубинных драгировок, произведенных БЛС в северной впадине, у нас складывается мнение о том, что фауна больших глубин в различных районах Байкала более разнородна, чем можно судить из работ Совинского ([3]) и Дорогостайского ([1]). Уже предварительный просмотр сборов *Amphipoda* дал несколько форм, в южной впадине не обнаруженных; описание двух из них приводится ниже.

По устройству ротовых органов (длинные palpi мандибул, в которых 3-й членик длиннее 2-го и щетка состоит из длинных, неровных щетинок), уропод 3-й пары с узкими, длинными ветвями и telson, разделенного до основания и снабженного длинными щетинками, первая форма приближается к представителям рода *Abyssogammarus*, из них к *A. calceolatus* Sow., обладающему сравнительно короткими верхними антеннами и жгутами нижних антенн, состоящих из корот-

ких члеников, несущих крупные лаваллетовские колбовидные органы; однако существенными отличиями от форм этого рода является более плотное, сжатое с боков тело, несущее на каждом из первых 10 сегментов по 4 группы шипиков, более короткие pereopoda, сильно развитые gnathopoda и короткие uropoda 1-й и 2-й пар.

Другой из известных в Байкале родов, к которому более или менее близка наша форма, это р. *Parapallasea*, с боковыми рядами и краевыми вздутиями которой можно было бы сопоставить средние и боковые группы шипов нашей формы; в частности, у *P. cornuta* боковые зубцы также несут на концах по шипу; однако своеобразное строение головного сегмента и гнатопод *P. cornuta* не позволяет нам сближать эти две формы; от других же видов этого рода наша форма отличается устройством ротовых частей, гнатопод и вооружением тела, состоящим не из килей и зубцов, а из шипов.

Таким образом, встречая сходные черты у новой формы с представителями р. р. *Abyssogammarus* и *Parapallasea*, мы находим и весьма существенные отличия, дающие нам право выделить ее в особый род, наименовав его *Polyacanthisca* n. g.

Диагноз рода. Тело плотное, с боков сжатое, 1—10-й сегменты несут по 4 группы из 2—4 шипиков: 2 медиальных и 2 латеральных; последние 3 сегмента тела вооружены щетинками. Верхние и нижние антенны равной длины, жгуты их снабжены лаваллетовскими колбовидными органами. Мандибулы с тонким palpus, в котором 3-й членик длиннее 2-го. Гнатоподы хорошо развиты, полуклешни миндалевидной формы; переоподы 3—5-й пар с короткими, грушевидными основными члениками; уроподы 3-й пары с узкими, длинными ветвями, несущими перистые щетинки; тельсон разделен до основания.

Один вид — *Polyacanthisca calceolata* gen. nov. n. sp. Тело сжато с боков, вооружено группами шипиков. Головной сегмент с почти прямым лобным краем; глаза маленькие, овальные, черные. Шипики на 1-м сегменте тела расположены двумя группами на дорзальной поверхности сегмента, по 2—3 шипика в каждой группе; на 2—7-м сегментах имеется по 2 медиальных и по 2 боковых группы из 2—3 шипов; на 8—10-м сегментах медиальные и боковые группы сближены и сидят на более или менее заметных бугорках; медиальные группы несут по 4 шипа, латеральные по 2—3. На 10-м сегменте имеется еще 1 шип, сидящий посредине заднего края сегмента, и несколько волосков. Последние 3 сегмента несут длинные, слабые волоски; у одного из имевшихся экземпляров, кроме щетинок, на медиальной линии 11-го и 12-го сегментов присутствовало по 2 шипа.

Стержни верхних антенн длинные, несут только одиночные короткие щетинки; основной членик в $1^1/_2$ раза короче головного сегмента, на конце несет 2 шипа; 2-й членик немного короче 1-го, также

с 1—2 шипами на конце; 3-й равен $^5/_6$ 2-го и также вооружен шипами. Жгут состоит из 82 коротких члеников, снабженных крупными лаваллетовскими колбовидными органами, сидящими на всех члениках, кроме последнего. Придаточный жгутик семичленистый.

Нижние антенны равной длины с верхними. Антеннальный конус короткий, отогнутый книзу; 3-й членик стержня на конце вооружен 4—5 короткими шипами, 4-й чуть длиннее 1-го членика стержня верхних антенн; 5-й равен $^2/_3$ 4-го; оба на нижней стороне несут длинные, грубые щетинки. Жгут состоит из 80 члеников, снабженных, как и в стержнях верхних антенн, лаваллетовскими колбовидными органами.

Мандибулы с тонким и длинным palpus (фиг. 1), последний членик которого по длине превышает средний членик и несет на конце пучок длинных, грубых щетинок; щетка состоит из тонких ресничек, к середине членика удлиняющихся, к концам понижающихся. Внутренняя поверхность членика покрыта пучками щетинок. Средний членик с легкой выемкой, несет обильные щетинки, особенно к переднему концу. В максиллах 1-й пары (фиг. 2) palpus вооружен и шипами и щетинками; наружная пластинка несет простые и вилообразные иглы, внутренняя яйцевидная с 17—18 перистыми щетинками.

Внутренняя пластинка максилл 2-й пары имеет косой ряд редко стоящих щетинок на внутренней поверхности (фиг. 3).

Palpus ногочелюстей состоит из цилиндрических члеников, густо покрытых щетинками; внутренняя пластинка несет короткие тупые зубцы (фиг. 4).

Gnathopoda 1-й и 2-й пар (фиг. 5 и 6) с миндалевидными длинными полуклешнями, по длине превышающими предшествующий членик; ладонь в 1-й паре с 7 парными шипами и щетинками на внутреннем крае, коготь длинный, тонкий, концом ложится на внутреннюю сторону ладони. Во 2-й паре гнатопод парные шипы отсутствуют, имеется лишь по одному крепкому шипу в дистальной части ладони, проксимальная несет лишь густые щетинки. Эпимеральные пластинки с закругленными углами, первая в передней части короче, чем в задней, вторая по краю несет шипы.

В переоподах 1-й и 2-й пар (фиг. 7) все членики цилиндрические, 3-й равен 4-му, 5-й несколько длиннее; коготь толстый, сравнительно короткий. 1-й членик вооружен шипами и длинными щетинками; 3-й шипами и небольшим количеством слабых щетинок; 4-й только щетинками; 5-й несет слабые щетинки по краям и густой пучок на конце у основания когтя. Эпимеральные пластинки с шипами по нижнему краю, четвертая шире третьей.

Переоподы 3-й и 5-й пар (фиг. 8 и 9) устроены по одному типу, базиподиты грушевидные, четвертый самый длинный; все они вооружены короткими шипами и щетинками. Третьи членики вооруже-

ны шипами и короткими щетинками, последующие также шипами и более длинными и густыми щетинками.

В уроподах 1-й пары ветви узкие, равной длины со стержнем, вооружены, равно как и стержни, шипами и простыми щетинками.

В уроподах 2-й пары (фиг. 10) наружная ветвь длиннее внутренней, обе несут короткие шипы и длинные простые и одиночные перистые щетинки, стержень несет шипы и простые щетинки.

Обе первые пары уропод не достигают конца третьей и простираются лишь немного дальше конца ее стержня.

В уроподах 3-й пары (фиг. 11) ветви узкие, ланцетовидные, наружная двучленистая, внутренняя вдвое короче наружной; обе покрыты густыми и перистыми щетинками. Стержень короче внутренней ветви, на конце несет короткие шипы.

Telson (фиг. 12) разделен до основания; ветви узкие, на концах несут шипы и длинные простые щетинки, сидящие также и по краям.

Место сбора:

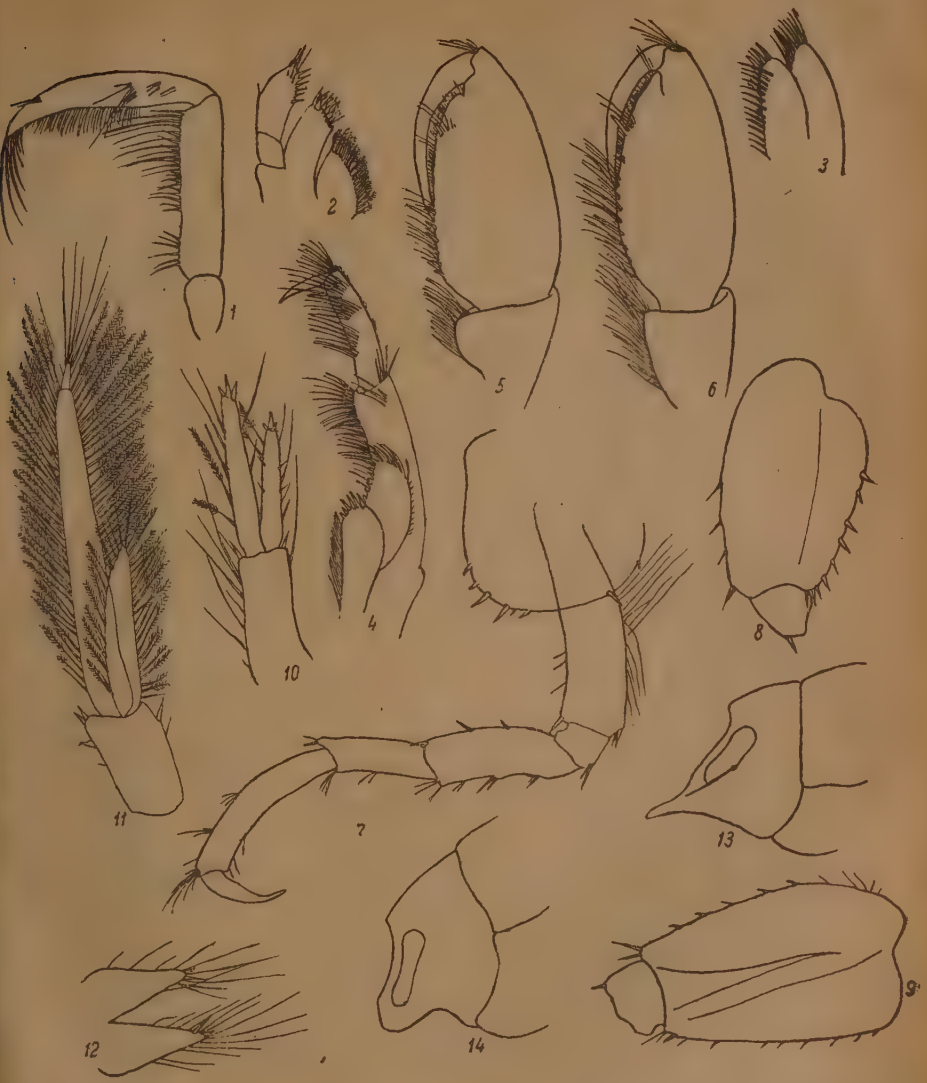
1) ст. 10899, 29/VII 1935 г. против пади Хурай-Халзын (о. Ольхон), гл. 1371 м, грунт — ил, трал Сигсби — 1 экз. ♀ (окраска тела белая);

2) ст. 10967, 29/VIII 1935 г. Баргузинский залив у входа, гл. 1195 м, грунт — ил, драга Дорогостайского — 1 экз. (окраска тела бледно-розовая).

Следующая форма близка к *Ceratogammarus dybowskii* Sow. по общему habitus'у, присутствию групп шипов на задних краях сегментов тела, размерам и форме полуклешней гнатопод и общему плану строения переопод и уропод 3-й пары, но отличается от него прежде всего отсутствием характерных для *C. dybowskii* шиповидных выростов на нижне-передних углах головного сегмента, кроме того, соотношением длин члеников в стержне верхних и нижних антенн, иным строением последних члеников переопод и уропод первых двух пар. Отличия эти позволяют выделить эту форму в отдельный вид, несмотря на большое, с первого взгляда, сходство ее с *C. dybowskii*, *Ceratogammarus acerus* n. sp. (фиг. 13, 14). Тело довольно толстое, цилиндрическое. Задние края сегментов, начиная с 7-го, несут группы шипиков. Головной сегмент короткий, нижне-передние углы лишь слабо выдаются. Глаза узкопочковидные, почти линейные, белые.

Верхние антенны с длинным, тонким стержнем, основной членик длиннее головного сегмента и чуть короче 2-го, 3-й немного (на $^1/_5$) короче 1-го. Все членики стержня голые. Жгут состоит из 49 члеников, придаточный жгутик девятичленистый.

Стержни нижних антенн тоньше стержней верхних. Антеннальный конус немного длиннее 3-го членика, направлен вперед и вниз, 4-й членик короче 5-го, оба несут пучки коротких щетинок. Жгут состоит из 14 члеников. Ротовые части: palpus мандибул длинный,



Фиг. 1—14. *1—12. Polyacanthisca calceolata* nov. gen. n. sp. *1.* Palpus мандибул. *2.* Максиллы 1-й пары. *3.* Максиллы 2-й пары. *4.* Максиллипеды. *5.* Гнатоподы 1-й пары. *6.* Гнатоподы 2-й пары. *7.* Переоподы 1-й пары. *8.* Основной членик переопод 3-й пары. *9.* Основной членик переопод 4-й пары. *10.* Уроподы 2-й пары. *11.* Уроподы 3-й пары. *12.* Telson. *13.* Головной сегмент *Ceratogammarus dybowskii* Sow. *14.* Головной сегмент *C. acerus* n. sp.

3-й членик короче 2-го, с короткой щетинкой, 2-й членик менее толст, чем у *Ceratogammarus dybowskii* Sow., щетинки по краю его располагаются равномерно.

В максиллах 1-й пары внутренняя пластинка более узкая, чем

у *C. dybowskii*, и несет большое количество перистых щетинок (около 13). Максиллы 2-й пары с внутренним косым рядом щетинок на внутренней пластинке. Максиллипеды — palpus толстый, густо покрытый щетинками; средняя пластинка усажена щетинками и короткими шипами, внутренняя несет щетинки и 4 крепких усеченных шипа.

Гнатоподы построены по тому же типу, как и у *C. dybowskii*, полуклешни крупные, в 1-й паре впереди расширены, коготь длинный, тонкий, наружный край ладони вооружен короткими щетинками и редко стоящими шипами.

Шипы эти короче и количество их меньше, чем у *C. dybowskii*. Во 2-й паре полуклешни уже, верхняя сторона их менее вогнута, чем у *C. dybowskii*, вооружение, как и в 1-й паре, состоит из редких шипов и щетинок. Эпимеральные пластинки 1-й пары вытянуты спереди в острый угол, во 2-й паре они узкие, с округлыми углами.

Переоподы 1—2-й пар построены в общем, как у *C. dybowskii*, с той разницей, что щетинки на двух последних члениках значительно короче и реже; последний членик цилиндрический, а не уплощенный, как у *C. dybowskii*, коготь короткий, но крепкий (у *C. dybowskii* он почти рудиментарный). Эпимеральные пластинки 3-й пары узкие, языковидные; 4-й пары значительно расширены, с закругленными углами.

В переоподах 3—5-й пар основные членики грушевидные, спереди несут щетинки и короткие шипы, сзади зазубрены; удлиняются по направлению от 3-й до 5-й. Третьи членики вооружены шипами, четвертые — шипами и щетинками, пятые — только щетинками, довольно редкими у *C. dybowskii*; вооружение члеников имеет тот же характер, но 4-й и 5-й членики несут более густые щетинки; кроме того, пятые членики, как и в предыдущих двух парах, уплощенные, с рудиментарным когтем, тогда как у нашей формы они цилиндрические и коготь нормальный.

В уроподах 1-й пары ветви узкие, по длине равны между собой и стержню, вооружены, как и стержень, короткими шипами; во 2-й паре внутренняя ветвь короче наружной; вооружение то же, что и в 1-й паре. У *C. dybowskii* ветви уплощенные, ланцетовидной формы, шипы сидят более часто.

В уроподах 3-й пары ветви широкие. Наружная двучленистая, немного длиннее внутренней. На наружных сторонах обеих ветвей сидят простые и перистые щетинки, на внутренних только перистые.

У *C. dybowskii* эта пара конечностей имеет такое же устройство, ветви также несут перистые щетинки, хотя Совинский и в тексте и на рисунках отмечает вооружение только простыми щетинками.

Telson разделен до $^3/_4$ на две узкие ветви с 3—4 шипами на концах.

Длина тела 35—37 мм. Окраска грязно-белая.

Местонахождение:

1) ст. 10929, 15/VIII 1935 г. к юго-зап. от Б. Ушканьего острова, гл. 860 м, грунт — ил, трал Сигсби и драга Дорогостайского — 2 экз.;

2) ст. 10895, 26/VII 1935 г. против пади Хурай-Халзын (южный конец о. Ольхона), гл. 659 м, грунт — илистый песок, бим-трал — 1 экз.;

3) ст. 10896 там же — 2 экз.

Посмотрим теперь, что нового вносят в познание глубинной фауны отдельных впадин Байкала наши работы. Так как специальных работ в северной впадине почти не производилось (если не считать нескольких драгировок в районе, примыкающем с севера к Академическому хребту), то мы ограничимся сравнением фауны южной и средней впадин.

В. Ч. Дорогостайский ([1]) пишет о фауне глубинной зоны, совпадающей в его зоогеографическом делении Байкала с центральной провинцией:

«Центральная провинция, совпадающая с абиссальной зоной нашего батиметрического подразделения Байкала, характеризуется однообразием физико-географических условий от самой северной ее части до южной, соответственно этому и фауна ее на всем протяжении почти одинакова. Если некоторые формы животных не найдены еще в северной части этой провинции, то это тоже следует отнести за счет меньшей изученности северной части Байкала вообще, но таких форм не много: *Abyssogammarus leptocerus* Dyb., *A. kusnezowi* Sow. и некоторые другие».

Работы БЛС показали, что при более углубленном знакомстве с фауной отдельных глубинных впадин различия между ними не только не сглаживаются, но еще более подчеркиваются. Так, формы, отмеченные Совинским и Дорогостайским только для южной впадины, и в средней действительно не обнаружены; кроме того, открыты новые, также свойственные только южной впадине; с другой стороны, и в средней впадине найдены формы, в южной отсутствующие. Таким образом, кроме форм, общих для двух впадин, мы должны отметить для южной *Garjajewia dogieli* Baz., *Abyssogammarus leptocerus* Dyb. и *var. nematocerus* Dyb., *A. sarmatus var. echinatus* Baz., *A. lydiae* Baz. и *A. kusnezowi* Sow. и для средней — *Polyacanthisca calceolata* nov. gen n. sp., *Ceratogammarus acerus* n. sp., *Abyssogammarus gracilis* Sow., *A. calceolatus* Sow. и *Axelboeckia carpenteri f. profundalis*. Свойственный южной впадине *A. kusnezowi* Sow. и распространенный всюду *A. semenkewicz* Sow. дают здесь особые подвиды.

Кроме форм, специфических для отдельных впадин, следует отметить и такие, которые в одной из них являются широко распространенными, а в другой чрезвычайно редки. К таким формам относятся,

с одной стороны, *Hakonboeckia meissneri* Baz. и *Coniurus palmatus* Sow., обычные на глубинах средней впадины, особенно в районе Ушканьих островов, в южной же встреченные лишь единичными экземплярами, с другой — *Brachyuropus reicherti* Dyb., в изобилии встречающийся в южной впадине, в средней же обнаруженный в сборах БЛС только однажды (1 экз.). Совинский указывает на ее нахождение и на севере (Вагнером в Богучанской губе — 1 экз.). Кроме того, по Совинскому, *Hyalellopsis* (*Paramicruropus*) *taczanowskii* Dyb., встреченный в южной и северной частях Байкала на небольших глубинах, в средней попадается в больших количествах до глубины в 1000 м. Нами наличие *H. taczanowskii* на больших глубинах не обнаружено, но этот факт следует отметить.

Основной комплекс глубинной фауны и степень приспособленности отдельных ее представителей к глубоководному образу жизни одинаковы в той и другой впадине; повидимому, некогда обе составляли одно целое, и происхождение глубинной фауны и ее развитие до известного момента являются общими и для средней и для южной впадин. Затем последовало их разделение (образование подводного хребта, идущего от р. Селенги к р. Бугульдейке), и в дальнейшем история развития глубинной фауны в каждой впадине идет своим путем и приводит к образованию форм, свойственных только данной котловине.

Следует отметить, что в составе глубинной фауны средней впадины встречается довольно много форм, не имеющих типично-глубоководного облика, а скорее приближающихся к понтогаммарному [А. Мартынов (4)] типу, отличающемуся компактностью тела, расширенного в передней части, твердыми покровами, сравнительно короткими уроподами и переоподами и т. п. К таким формам относятся *Hakonboeckia meissneri* Baz., *Coniurus palmatus* Sow., *Carinurus belkini* Garj., *Hyalellopsis taczanowskii* Dyb. и др. Сюда же следует отнести *Axelboeckia carpenteri f. profundalis*, являющуюся типичным представителем компактного типа, по Мартынову, характерною для малых глубин. Кроме того, до наибольших для него глубин (825 м) доходит здесь и *Acanthogammarus albus* Garj., свойственный малым и средним глубинам. Упомянем еще раз и *Hyalellopsis taczanowskii* Dyb., доходящую в этом районе до 1000 м. Повидимому, в средней впадине мы наблюдаем приток новых форм, причем одни из них еще не потеряли связи с мелководьем (*Acanthogammarus albus*, *Axelboeckia carpenteri*), другие же всякую связь с малыми глубинами утратили, сохранив лишь мелководный облик (*Hakonboeckia meissneri*, *Carinurus belkini*, *Coniurus*). Для южной впадины мы можем привести пока одну форму, явно переходящую на большие глубины, это *Brachyuropus reicherti*, наиболее обычный в районе Селенгинского мелководья, где он встречается на глубине 30—40 м, тогда как в других

местах он начинает появляться ниже 100 м и достигает предельных глубин, являясь в них одной из самых обычных форм.

Так как экологические условия на больших глубинах обеих впадин являются примерно однородными, то влияние их на образование различных видов в средней и южной впадинах исключается, и факторы, вызывающие появление в них разных форм, пока остаются неясными. Точно так же неясны и причины, вызывающие усиленный по сравнению с южной впадиной приток мелководных форм на глубины средней впадины.

Если мы обратимся к рассмотрению мелководной фауны, то в ней мы находим, несомненно, значительно большую неоднородность в различных частях Байкала, объясняющуюся во многих случаях именно экологическими факторами.

Неоднородность отмечается всеми исследователями. Совинский для фауны *Amphipoda* делит Байкал на 3 части: северную, среднюю и южную. Кожов (²) для *Mollusca* на 2: северную и южную; предпочтение следует отдать последнему делению, так как деление Совинского, как отмечает и он сам, произвольно.

Формы, общие для всех частей Байкала, составляют, по Совинскому, только 35.64% всех байкальских амфипод, причем лишь в немногих случаях они распространены равномерно по всему озеру, обычно же замечается преобладание их в той или иной части.

К формам, более частым в северной части, следует отнести *Acanthogammarus godlewskii* Dyb., *Pallasea kessleri* Dyb., *P. grubei* Dyb. и др. Можно предположить, что исконным обитанием этих видов является именно северная часть озера, откуда они впоследствии распространились и по всему Байкалу. С другой стороны, мы наблюдаем и движение южных форм на север; так, свойственные Селенгинскому мелководью *Axelboeckia potanini* Dor. и *Acanthogammarus brevispinus* Dor. в настоящее время прослежены до Баргузинского и Чивыркуйского заливов, на юг эти формы почти не идут, т. е. к югу от Селенги расположена полоса мало продуктивных песков, на север же тянутся илистые грунты, продолжающиеся и в Баргузинском заливе. Наиболее обычный в районе Селенги *Brachyuropus reicherti*, с одной стороны, распространяется на глубины южной впадины, с другой — продвигается на север и обнаружен в весьма значительных количествах в Баргузинском заливе на средних глубинах; большие глубины средней впадины он, повидимому, только начинает осваивать, так как на них встречается лишь единичными экземплярами. Таким образом и в настоящее время происходит процесс проникновения одной в другую фаун северной и южной частей озера, несомненно, имеющих специфические черты; повидимому, этот обмен отдельными компонентами фауны происходил уже в течение весьма длительных периодов, и мы склонны

согласиться с М. М. Кожовым ([2]), считающим, что изоляция отдельных частей озера, которой он и объясняет различие фауны, была неполной и кратковременной.

В фауне разных глубинных впадин так же, как и в мелководной, мы можем различить несколько категорий: к первой, самой большой количественно, принадлежат виды, общие для всей глубинной зоны Байкала; ко второй следует отнести формы, специфичные для отдельных впадин; такими будут *Sarjajewia dogieli*, *Abyssogammarus leptocerus*, *A. sarmatus var. echinatus*, *A. lydiae* и *A. kusnezowi* для южной и *Polyacanthisca calceolata*, *Ceratogammarus accrus*, *Abyssogammarus gracilis*, *A. calceolatus* и *Axelboeckia carpenteri f. profundalis* для средней. К последней категории относятся формы, заметно преобладающие в одной из впадин и, повидимому, уже в настоящее время проникающие и в другую; так, *Brachyuropus reicherti* только теперь начинает проникать на глубины средней впадины, являясь для южной уже вполне обычной глубинной формой, а *Halonboeckia meissneri* и *Coniurus palmatus*, широко распространенные в глубинной зоне района Ушканьих островов, продвигаются в южную часть, причем, повидимому, путь их следования идет вдоль подводного Академического хребта, соединяющего острова Ушканьи и Ольхон. Формы, относимые к этой последней категории, встреченные на самых больших глубинах, не утратили, однако, связи с зоной средних глубин (на это указывает и весь habitus некоторых из них, характерный для мелководных форм), что же касается собственно глубинной фауны, то она в настоящее время является уже вполне разобщенной и начинает образовывать в каждой отдельной впадине специфичные для нее формы.

Байкальская лимнологическая станция.
Академия Наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Дорогостайский В. Ч., Вертикальное и горизонтальное распределение фауны озера Байкала, Труды профессоров и преподавателей Иркутского государственного ун-та, IV, 1923.

[2] Кожов М. М., Моллюски озера Байкала, Труды БЛС, т. VIII, 1936.

[3] Совинский В. К., Amphipoda озера Байкала. Зоологические исследования озера Байкала, вып. IX, Киев, 1913.

[4] Мартынов А. В., К познанию реликтовых ракообразных бассейна нижнего Дона, их экологии и распространения, Ежегодник Зоол. музея Академии Наук, т. XXXV (1924), 1925.

A. J. BAZIKALOVA. NEUE ANGABEN ÜBER DIE TIEFSEEFAUNA DER AMPHIPODEN DES BAIKALSEES

ZUSAMMENFASSUNG

In vorliegender Arbeit wird ein Vergleich der Amphipodenfauna zwischen zwei Vertiefungen des Baikalsees (Mittel und Südvertiefung)

vorgenommen und es werden aus der Mittelvertiefung zwei neue Formen beschrieben.

Polyacanthisca calceolata nov. gen. n. sp.

Die 1—10. Körpersegmente sind mit Stacheln bewaffnet, die in 2 Median- und 2 Lateralgruppen geordnet sind. Die 3 letzten Segmente tragen schwache Borsten. Der Stirnrand des Kopfsegmentes ist fast gerade, die Augen sind klein, oval, schwarz. Die oberen Antennen sind ziemlich lang, die 3 Glieder der Stiele tragen Stacheln an ihren Enden. Die Geissel besteht aus 82 kurzen Gliedern, die grosse Lavallettsche kolbenförmige Organe tragen. Die Nebengeussel besteht aus 7 Glieder. Die unteren Antennen sind ebenso lang, wie die oberen; die Geissel besteht aus 80 Gliedern, welche auch mit Lavallettschen kolbenförmigen Organen besetzt sind. Die Mundglieder sind normal gestaltet, der Palpus der Mandibeln ist lang und schmal. Die Subchelae der Gnathopoden sind schmal mandelförmig, die Krallen sind lang und dünn.

Die Basalglieder der drei letzten Paare der Pereopoden sind birnförmig, die der 4 Paare sind die mängsten. Alle Glieder tragen Stacheln und Borsten.

Die Blätter der Uropoden des 1 Paares sind schmal und ebenso lang, wie die Stiele. Alle tragen Stacheln und einfache Borsten. In den Uropoden des 2 Paares ist das innere Blatt kürzer als das äussere; beide einfache Borsten und einzelne Federborsten.

Die Blätter der Uropoden des 3 Paares sind schmal, lanzettenförmig, das innere ist zweimal kürzer, als das äussere, beide sind dicht mit Federborsten besetzt.

Der Telson ist bis zur Basis geteilt, die Blätter sind schmal und tragen an ihren Enden lange einfache Borsten.

Fangstelle: 1) St. 10899, 29/VII 1935. Baikal, bei Hurai-Halsin (an der Insel Olchen), Tiefe—1371 m, Boden — Schlamm, Sigsby-trawl-Ex. (die Farbe des Körpers weiss).

2) St. 10967, 29/VIII 1935. Die Bargusin-Bucht, Tiefe —1195 m, Boden— Schlamm. Draga Dorogostajski 1 Ex. (die Farbe das Körpers hell-rosa).

Nach einigen Merkmalen steht diese Art den Arten der Gattung *Abyssogammarus* nahe (der Bau der Palpen der Mandibeln, der Uropoden des 3 Paares und des Telsons) aber unterscheidet sich von ihnen durch die Anwesenheit der Stacheln an den 10 ersten Körpersegmenten, die kürzeren Pereopoden, starke Gnathopoden und kurze Uropoden der 1 und 2 Paaren.

Ceratogammarus acerus n. sp.

Diese Art ist dem *C. dybowskii* Sow. sehr ähnlich.

Die Hinterrander der 7—13 Körpersegmente tragen Stachelgruppen. Der Kopfsegment ist kurz, seine vordere-untere Ecken sind nur schwach hervorstehend. Die Augen sind schmal-nierenförmig, weiss.

Die Glieder der Stiele der oberen Antennen sind nackt. Die Geissel besteht aus 49 Gliedern, die Nebengeissel ist neungliederig. Die Stiele der unteren Antennen sind dünner als die der Oberen. Die Geissel besteht aus 14 Gliedern.

Die Subchelae der Gnathopoden sind wie bei *C. dybowskii* gestachelt, sie sind stark und breit, mit kurzen Borsten und spärlichen Stacheln bewaffnet. Die Krallen sind lang und dünn.

Die Pereopoden sind im allgemeinen wie bei *C. dybowskii*, nur die letzten Glieder sind zylindrisch, nicht abgeplattet. Die Krallen sind kurz, stark (bei *C. dybowskii* sie sind fast rudimentär).

Die Basalglieder der 3 letzten Paaren der Pereopoden sind birnförmig, die der 5 Paares sind am längsten. Die letzten Glieder sind hier auch zylindrisch, und nicht abgeplattet.

Die Blätter der Uropoden des 1 Paares sind gleich lang, beim 2 Paares ist das innere Blatt kürzer als das äussere. Alle sind mit Stacheln bewaffnet.

Die Blätter der Uropoden des 3 Paares sind breitlanzettenförmig. Das äussere ist zweigliederig und ein weniglänger, als das innere. Die äusseren Ränder der beiden Blätter tragen einfache Borsten und Federborsten, die inneren nur Federborsten.

Der Telson ist nicht bis zur Basis geteilt. Seine Blätter tragen 3—4 Stacheln.

Die Länge des Körpers ist 35—37 mm, die Farbe schmutzig weiss.

Fangstelle: 1) St. 10929, 15/VIII 1935. S. W. von dem Grossen Uschkani-Insel, Tiefe — 860 m, Boden — Schlamm, Sigsby-Trawl — 2 Ex.

2) St. 10895, 26/VII 1935. Bei Hurai-Halsin, Tiefe — 659 m, Boden — Schlamm, Sand — 2 Ex.

3) St. 10896. Dieselbe Stelle — 2 Ex.

Diese Art ist, wie gesagt, dem *C. dybowskii* sehr ähnlich unterscheidet sich aber durch die Abwesenheit der Dornen an den unteren Ecken des Kopfessegmentes, den abweichenden Bau der letzten Glieder der Pereopoden und der Uropoden der 1 und 2 Paaren.

W. K. Sowinsky und W. T. Dorogostaysky waren der Ansicht, dass die Tiefseefauna des Baikalsees in alle drei Vertiefungen gleichartig sei und schrieben das Fehlen in einer von diesen der einen oder anderen Art der mangelhaften Erforschung zu. Jedoch das Studium der Baikalschen Limnologischen Station zeigten, dass die Tiefseeforschung diesen Unterschied nicht verwischt, sondern unterstreicht. Es wurden verschiedene spezifische Formen für jede Vertiefung gefunden, solche Arten sind für die Südvertiefung: *Garjajewia dogieli* Baz., *Abyssogammarus leptocerus* Dyb., *A. sarmatus var. echinatus* Baz., *A. lydiae* Baz. und *A. kusnezowi* Sow.; für die Mittelvertiefung sind es *Polyacanthisca calceolata* nov. gen. n. sp., *Ceratogammarus acerus* n. sp., *Abyssogam-*

marus gracilis Sow., *A. calceolatus* Sow., *Axelboeckia carpenteri f. profundalis.*

Die Mehrzahl der Arten ist wie in der einem, so im der anderen Vertiefung die gleiche; anscheinend waren ehemals beide ein Ganzes, somit ist die Entstehung der Tiefseefauna und ihre Entwickelung bis zu einem gewissen Zeitpunkt gleichartig gewesen; in der Folge hatten sich aber diese Vertiefungen abgesondert (Bildung einer Unterseegebirgskette; die von dem Fluss Selenga nach dem gegenüberliegenden Ufer führt) dank dem die Entwickelungsgeschichte der Fauna jeder Vertiefung schon ihren eigenen Weg geht. Im Bestand der Tiefseefauna der mittleren Vertiefung ist eine grosse Menge von Arten des kompakten Typus (Martynow) verzeichnet, die charakteristisch für kleine Tiefe sind. (*Hakonboeckia meissneri* Baz., *Axelboeckia carpenteri f. profundalis* u. a.) In dieser erreichen die grösten Tiefen *Acanthogammarus albus* Garj., *Hyalellopsis* (*Paramicruropus*) *taczanowskii* Dyb., die eigentümlich für die kleinen und mittleren Tiefen sind. Anscheinend wird in der Mittelvertiefung ein Zufluss in die Tiefen neuer Formen von kleinen und mittleren Tiefen beobachtet. Für die Südvertiefung ist nur eine von solchen Formen zu nennen — *Brachyuropus reicherti* Dyb.

Die Ursachen, welche den Umzug in die Mittelvertiefung aus seichtem in tiefes Gewässer hervorufen sind gerade schwierig zu erklären. Einige Formen sind merkbar vorherrschend in den Vertiefungen und ihr Übergang in die andere ist augenscheinlich verhältnissmässig unlängst erfolgt. Die in der Mittelvertiefung häufigen Formen — *Hakonboeckia meissneri* Baz., und *Coniurus palmatus* Sow. sind in der Südvertiefung nur vereinzelt anzutreffen; *Brachyuropus reicherti* Dyb., weit verbreitet in der Südvertiefung, wurde in der Tiefseezona der Mittelvertiefung nur einmal gefunden.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

ВЛИЯНИЕ АМПУТАЦИИ ПРОЛИФЕРИРУЮЩИХ И РЕЗОРБИРУЮЩИХСЯ ОРГАНОВ НА РАЗВИТИЕ ГОЛОВАСТИКОВ

Цель работы заключалась в выяснении вопроса, в какой мере соотношение между пролиферацией и резорбцией, имеющее место в процессе развития личинки (несовпадение их во времени), является отражением непосредственной связи между ними. Ампутация пролиферирующих органов приводит к задержке процессов резорбции и дифференцировки во всем организме, тогда как при ампутации органа, подлежащего резорбции, аналогичное торможение наблюдается только в органе, подвергшемся операции. Торможение метаморфотических процессов может быть связано с увеличением «пролиферационной фазы» (регенерации) в организме в результате ампутации органа. Взаимное исключение периодов интенсивной резорбции и усиленной пролиферации, связанное с действием общих гуморальных факторов, в то же время является результатом непосредственной связи обоих процессов.

1. Введение

Наши предыдущие исследования [Войткевич (5)] по развитию амфибий в природных условиях и аналогичные работы Ирихимовича (10, 11) на лабораторном материале позволили установить определенное соотношение между ростом и резорбционными процессами во время метаморфоза. Оказалось, что период интенсивного роста органов, в частности задних конечностей, предшествует наступлению метаморфоза; с началом резорбции хвоста константа роста конечностей резко снижается. Таким образом процессы интенсивной пролиферации и интенсивной резорбции не совпадают во времени: первые наблюдаются в период, предшествующий метаморфозу, вторые имеют место в период собственно метаморфоза. Наблюдения за метаморфозом головастиков при изменении температуры [Войткевич (6)] показали, что подобное соотношение (взаимное исключение процессов интенсивной пролиферации и резорбции) носит весьма стабильный характер.

Указанному обстоятельству предположительно можно дать ряд объяснений. Падение интенсивности роста конечностей может быть связано с тем, что рост и интенсивная резорбция не могут быть

обеспечены одновременно чисто энергетически, и в этом смысле можно говорить о непосредственной зависимости обоих явлений в смысле их взаимного исключения. С другой стороны, можно полагать, что гормон щитовидной железы (которая в это время вступает в фазу гиперсекреции), обусловливая процессы деструкции, одновременно (параллельно) оказывает тормозящее действие на пролиферацию. Повышенная же пролиферация в период прометаморфоза связана или с относительно невысоким уровнем содержания тиреоидного гормона, или с функцией передней доли гипофиза [Алешин ([1])]. Ирихимович ([11]) считает, что падение скорости роста конечностей связано с процессом ее дифференцировки, которая стимулируется щитовидной железой.

В опытах по влиянию передней доли гипофиза на развитие головастиков мы наблюдали, что опытные личинки росли интенсивнее и несколько дольше, чем контрольные; резорбционные процессы наступали с запозданием [Войткевич ([7])]. Однако в данном случае могло иметь место параллельное действие гормонального фактора и на рост (в отношении его стимуляции) и на резорбцию (в смысле ее задержки). То же самое возражение может быть сделано опытам Ирихимовича с тиреоидизацией головастиков, когда метаморфоз сдвигался на более ранний срок, а наблюдавшиеся изменения в росте конечностей могли быть связаны как с этим обстоятельством, так и с действием тиреоидина на процесс развития самой конечности (хотя бы благодаря ускорению ее дифференцировки).

Учитывая указанное и имея в виду в данной работе углубить представления о характере зависимости между явлениями пролиферации и резорбции при метаморфозе, мы поставили опыты, в которых вызывались изменения лишь одного из компонентов.

Описываемые далее эксперименты, однако, не могут считаться исчерпывающим ввиду того, что методически крайне трудно произвести местное, так сказать, избирательное изменение характера роста пролиферирующих органов. Известное значение, как нам кажется, могут иметь опыты ампутации конечностей за определенный промежуток времени до того момента, когда закончится период их интенсивного роста и начнется ускоренная резорбция хвоста.

Если ампутация растущего органа до окончания периода интенсивного роста не окажет влияния на наступление и течение резорбции, — это будет говорить против непосредственной зависимости между ростом и резорбционными процессами. Наоборот, если течение метаморфоза у головастиков, лишенных задних конечностей, будет изменено, очевидно, резорбционные процессы в организме действительно могут наступать лишь по прекращении интенсивной пролиферации, и можно будет сделать вывод, что зависимость между ними в смысле взаимного исключения является более тесной.

2. Экспериментальная часть

В опытах использовались головастики различных видов *Rana temporaria, Rana ridibunda, Pelobates fuscus* [(IIb, а также III стадии), по Бляхеру (3)].

В табл. 1 приведены данные шести серий опытов по две на каждом виде. В сериях с четными номерами использовались несколько далее продвинувшиеся в развитии головастики, о чем можно судить на основании веса конечности у контроля. У опытных головастиков обе задние конечности ампутировались у основания. Весь материал находился в одинаковых условиях и обеспечивался обильной пищей; вода менялась ежедневно. Через 6 (1—4-я серии) или 8—10 (5-я и 6-я серии) дней опытные и контрольные головастики одновременно убивались. Устанавливался общий вес головастика, вес хвоста и вес задних конечностей (в контроле). Кроме того, устанавливались линейные размеры всего головастика, хвоста и кишечника. В таблице представлены средние цифры по каждому показателю.

Таблица 1

Влияние ампутации задних конечностей на развитие головастиков

№ серии	Вид	Серии (по 15—25 головастиков в каждой)	Вес (в мг)			Длина (в мм)		
			всего головастика	хвоста	задней конечности	тела	хвоста	кишечника
1	*Rana temporaria*	Контроль . . .	307.0	76.7	12.6	31.7	20.8	39.8
		Опыт	326.0	114.0	—	34.3	22.9	47.5
2	» »	Контроль . . .	314.2	63.2	26.9	29.6	17.0	28.4
		Опыт	335.0	85.7	—	32.2	19.8	39.0
3	*Rana ridibunda*	Контроль . . .	1273.0	296.0	57.0	51.5	33.8	120.7
		Опыт	1317.8	301.4	—	52.6	33.9	188.1
4	» »	Контроль . . .	1390.0	290.0	70.1	49.7	31.8	139.8
		Опыт	1273.0	360.5	—	51.3	33.6	158.8
5	*Pelobates fuscus*	Контроль . . .	2696.0	665.0	141.7	59.8	37.3	93.1
		Опыт	3135.8	885.0	—	66.0	45.3	140.4
6	» »	Контроль . . .	2544.3	307.8	180.6	58.7	36.9	49.3
		Опыт	2848.9	397.8	—	64.9	44.2	62.3

Во всех сериях обнаруживается отчетливая разница в развитии между контрольными и опытными головастиками. Метаморфотические изменения у последних выражены в меньшей степени, чем у контрольных.

Для иллюстрации остановимся на данных некоторых серий. Длина кишечника у контрольных головастиков *Rana temporaria* 1-й серии

составляет 39.8 мм, во 2-й — 28.4 мм, у опытных соответственно 47.5 и 39.0 мм. Вес хвоста в контроле 76.7 и 63.2 мг, в опыте 114.0 и 85.7 мг. Аналогичные соотношения имеют место и у *Rana ridibunda*: размер кишечника в контрольных группах 120.7 и 139.8 мм, в опытных соответственно 188.1 и 158.8 мм. Столь же показательны результаты на крупных личинках *Pelobates fuscus*. Вес хвоста у контрольных головастиков 665.0 и 307.8 мг, у опытных 885.0 и 397.8 мг. По весу всего головастика разница также значительна: опытные личинки в 5-й серии на 439 мг, в 6-й серии на 304 мг тяжелее контрольных[1].

Таким образом в результате ампутации задних конечностей в сравнительно короткий срок наблюдается значительное торможение метаморфоза.

У использованных в наших опытах личинок, находившихся на сравнительно поздней стадии развития, восстановления удаленных конечностей не наблюдалось. Определению момента потери регенерационной способности и выяснению ее механизма посвящены недавно опубликованные работы Лиознера ([13]) и Борсука ([2]). Мы не будем касаться их в деталях, поскольку судить о восстановлении конечностей в наших опытах, в связи с их кратковременностью, не представляется возможным; оставшаяся часть конечности несколько увеличивалась, вероятно, в связи с заживлением ампутационной поверхности и наползанием эпителия с краев раны. Для нас важен в данном случае тот факт, что при ампутации конечностей и выключении известного периода их роста в резорбционных процессах произошли изменения в смысле сдвигания их на более поздний срок.

Нашим опытам можно противопоставить возражение, не связано ли торможение метаморфоза при ампутации конечностей с сопровождающей ее травмой, или с изменением движения лишенных конечностей личинок. Проверка этого предположения была произведена в новых опытах, в которых у одних головастиков производилась ампутация задних конечностей, а у других ампутация хвоста. Надо думать, что степень травматизации и изменения способности двигаться при удалении хвоста выражены во всяком случае не в меньшей степени, чем при ампутации конечностей.

В данном случае были использованы головастики *Rana ridibunda*. Условия и постановка опытов были аналогичны предыдущим. Кроме контрольной и опытной групп с ампутацией конечностей, у головастиков третьей группы ампутировалась половина хвоста по длине (около $^1/_3$ органа по весу). Было проведено две последующих дублирующихся серии опытов. Продолжительность наблюдений в 1-й серии составила 12 дней, во 2-й — 8 дней; разница в продолжитель-

[1] В действительности это различие еще больше, поскольку у контрольных головастиков в общий вес включаются обе конечности.

ности опыта отразилась на абсолютных цифрах, но соотношение различных групп оказалось одинаковым (табл. 2).

Таблица 2

Влияние ампутации задних конечностей и половины хвоста на развитие головастиков

№ серии	Группы	Вес (в мг)			Длина (в мм)		
		всего головастика	хвоста	задней конечности	тела	хвоста	кишечника
1	Контроль	562.9	68.6	49.6	29.6	15.1	40.3
	Ампутация задних конечностей	713.8	151.3	—	39.5	23.5	97.8
	Ампутация половины хвоста	632.9	108.6	49.3	30.6	15.6	48.1
2	Контроль	663.9	98.8	57.4	36.5	21.0	63.3
	Ампутация задних конечностей	670.0	136.2	—	40.4	24.2	86.6
	Ампутация половины хвоста	649.4	81.9	57.2	28.9	13.6	76.7

Аналогично данным предыдущих опытов, метаморфоз головастиков, у которых были ампутированы задние конечности, значительно затормозился. В 1-й серии вес хвоста и длина кишечника у опытных головастиков более чем в 2 раза превышают соответствующие данные в контроле (вес хвоста в контроле 68.6 мг, в опыте 151.3 мг, длина кишечника в контроле 40.3 мм, в опыте 97.8 мм). Различия весьма отчетливо обнаруживаются и в общем весе личинок, а также в линейных размерах тела и хвоста.

О метаморфозе головастиков, подвергшихся ампутации хвоста, можно судить прежде всего по кишечнику. Если по этому индикатору у них и наблюдается торможение метаморфоза, то оно выражено в гораздо меньшей степени, чем при ампутации конечностей. Так, разница составляет в 1-й серии всего 8 мм, во 2-й 13 мм. Развитие задних конечностей при этом совершенно не изменилось: вес этого органа в опытной и контрольной группах одинаков.

Таким образом при ампутации половины хвоста торможение метаморфоза головастиков если и имеет место, то проявляется в значительно меньшей степени, чем при ампутации задних конечностей. В связи с этим возражение о возможности побочного явления травмы и изменения движения головастиков может считаться исключенным.

Далее мы кратко остановимся на результатах других опытов, дополняющих только что описанные. При ампутации одной конечности торможение резорбции происходит в меньшей степени, чем при ампутации обеих. Интересно, что оставшаяся конечность к концу

наблюдений имеет значительно больший вес по сравнению с одной конечностью контрольных головастиков (36.3 мг против 22.7 мг в контроле). Ампутация только дистальной части обеих конечностей тормозит резорбционные процессы в меньшей степени, чем ампутация органа целиком. Торможение резорбционных процессов может быть вызвано также на более поздних стадиях развития, например после прорезывания передних конечностей. В этом случае эффект торможения уже незначителен[1] в связи с большей интенсивностью резорбционных процессов.

В заключение экспериментальной части мы изложим ряд дополнительных материалов, связанных с вопросом о влиянии на метаморфоз ампутации и регенерации хвоста. Поскольку в описанных ранее опытах в этих условиях наблюдался лишь незначительный эффект торможения метаморфоза, мы проследили влияние ампутации и регенерации хвоста на метаморфоз в ряде дополнительных экспериментов. Прежде всего было отмечено, что опыты с удалением хвоста (табл. 2) проводились на материале, у которого период прометаморфоза (в природе) протекал в неблагоприятных условиях. Именно, до опыта головастики находились в обстановке, при которой их развитие протекало замедленным темпом. Это обстоятельство могло сказаться на результатах эксперимента. Кроме того, они исследовались лишь однократно, благодаря чему не исключалась возможность получения иного эффекта при увеличении длительности наблюдений. Наконец, представлялось необходимым сопоставить результаты при естественном превращении и в условиях ускоренной резорбции, вызванной действием препарата щитовидной железы. Можно было ожидать, что при этих условиях влияние регенерационного процесса на метаморфоз выявится более четко. 1-я серия опытов была поставлена следующим образом. 400 головастиков *Rana temporaria* на первой стадии (задняя конечность незначительна и не дифференцирована) были разделены на две группы, из которых одна была помещена во взвесь тиреоидина (1 : 400 000), а другая содержалась в чистой воде. У 100 головастиков, содержавшихся в тиреоидине, и у 100, находившихся в воде, ампутировалась половина хвоста. Личинки получали обильный корм, вода и раствор тиреоидина регулярно менялись. Перед началом опыта 20 личинок были убиты для констатации исходного состояния. Затем через каждые три дня убивалось по 20 личинок в каждой группе, что позволило проследить динамику нормального и ускоренного развития головастиков.

2-я серия была поставлена на головастиках из того же водоема, в котором условия для развития личинок можно считать оптимальными. Они находились, однако, на более поздней стадии развития.

[1] Хотя травма от ампутации при этой стадии более значительна.

В 3-й серии использованы личинки из другого водоема, где условия обитания были менее благоприятны, вследствие чего головастики, находясь на той же стадии развития, как и во 2-й серии, имели меньшие размеры.

С целью сделать полученные по метаморфозу материалы более легко обозримыми[1], в табл. 3 мы приводим данные только по наиболее характерному индикатору — кишечнику, а в табл. 4 — по весу хвоста, т. е. органа, подвергавшегося ампутации.

Таблица 3

Влияние регенерации хвоста на нормальный и ускоренный метаморфоз головастиков [данные по размерам кишечника (в мм)]

№ серии	Дни от начала опыта	Вода		Тиреоидин	
		контроль	регенерация	контроль	регенерация
1	0	123.1	123.1	123.1	123.1
	3	113.9	113.6	86.2	75.0
	6	124.5	116.6	61.4	46.4
	9	119.7	120.6	43.6	44.5
	12	88.3	79.1	29.5	32.6
	15	77.8	78.9	30.4	23.5
2	0	139.5	139.5	139.5	139.5
	3	146.4	142.9	124.4	118.3
	6	123.4	127.5	49.7	55.6
	9	101.5	97.5	29.5	28.4
	12	74.6	78.0	26.4	29.2
3	0	112.5	112.5	112.5	112.5
	3	90.5	92.2	90.5	92.5
	6	86.7	70.7	65.7	73.5
	9	91.0	85.1	55.4	66.9
	12	92.3	96.8	29.0	35.3
	15	72.1	82.4	20.0	42.9

Данные 1-й серии показывают отсутствие разницы в развитии опытных и контрольных головастиков, если рассматривать отдельно группы, содержавшиеся в воде и во взвеси тиреоидина. Таким образом течение метаморфоза при ампутации хвоста не изменяется и в данном случае. То же самое наблюдается и во 2-й серии. Незначительные колебания в размерах кишечника в ту и другую сторону в отдельные моменты наблюдений (в частности, на 12-й день длина кишечника у головастиков с ампутированными хвостами несколько

[1] Индикаторы метаморфоза были те же, что и в предыдущих опытах.

больше, чем у контрольных) следует считать лежащими в пределах ошибки наблюдений.

Отчетливый эффект торможения метаморфоза наблюдается у опытных личинок 3-й серии. При этом у содержащихся в воде головастиков задержка метаморфоза наблюдается лишь на 15-й день опыта, тогда как у личинок, у которых резорбционные процессы были ускорены тиреоидином, торможение метаморфоза, в связи с регенерацией, в отчетливой форме имеет место в течение всего периода наблюдений.

Торможение резорбции в органе, подвергшемся ампутации, выражено в более резкой форме (табл. 4).

Таблица 4

Влияние регенерации хвоста на нормальный и ускоренный метаморфоз головастиков [данные по весу хвоста (в мг)]

№ серии	Дни от начала опыта	Вода		Тиреоидин	
		контроль	регенерация	контроль	регенерация
1	0	84.2	61.2	84.2	61.2
	3	92.7	63.5	85.0	69.0
	6	102.0	74.0	90.2	61.0
	9	89.0	70.5	81.0	60.4
	12	66.0	65.2	51.4	59.0
	15	59.2	54.7	40.0	37.6
2	0	106.5	75.8	106.5	75.8
	3	101.0	88.3	108.5	90.8
	6	99.0	86.0	92.5	76.1
	9	80.5	88.5	81.0	79.5
	12	68.7	73.8	24.1	27.2
3	0	68.0	49.2	68.0	49.2
	3	70.0	50.5	72.0	54.0
	6	49.0	47.1	48.0	41.0
	9	48.2	41.0	49.0	38.6
	12	47.0	56.0	28.0	31.0
	15	42.9	60.0	13.3	22.9

Разница между контролем и опытом в начале последнего позволяет судить о величине удаленного участка хвоста. В дальнейшем у содержавшихся в воде контрольных головастиков 1-й серии в течение 6 дней имеет место увеличение массы хвоста и лишь затем начинается резорбционный процесс, интенсивность которого постепенно нарастает к окончанию опыта. В противоположность этому резорбция оставшейся части хвоста у опытных головастиков той же серии имеет место в более слабой степени, в результате чего вес

всего органа к концу наблюдений одинаков в опыте и в контроле. Аналогичная картина наблюдается и у личинок, содержавшихся в тиреоидине, под влиянием которого резорбционные процессы у нормальных головастиков несколько ускорились (особенно к концу опыта). Ампутация хвоста и у тиреоидных головастиков приводит к некоторому торможению резорбции органа. Те же соотношения наблюдаются и у головастиков 2-й серии, с той разницей, что в течение последних 6 дней регенерирующая масса хвоста даже несколько преобладает над контролем. Еще более сильное торможение резорбции при регенерации имеет место в 3-й серии. У содержавшихся в воде головастиков в результате ампутации хвоста резорбционные процессы совсем не наблюдались, и вес органа к концу опыта значительно увеличивается по сравнению с исходным (за счет развивающегося регенерата). В течение последних 6 дней вес хвоста с регенератом значительно превосходит вес этого органа у контрольных головастиков, причем разница, как оказывается, равна весу образовавшегося регенерата. Под влиянием тиреоидина происходит значительное ускорение резорбции как в контрольной, так и в опытной группах, причем в последней оно выражено в более слабой степени. Так, на 15-й день вес хвоста у опытных личинок почти в 2 раза больше, чем у контрольных.

Следовательно, можно утверждать, что удаление части хвоста и следующая затем регенерация сильно тормозят течение резорбционных процессов в этом органе. Напротив, резорбция кишечника, являющегося наиболее характерным показателем для метаморфоза в целом, тормозится в значительно меньшей степени. Таким образом увеличение фазы пролиферации в органе, подлежащем полной резорбции, приводит к значительному торможению последней в этом органе и в меньшей степени сказывается на течении аналогичных процессов в других частях организма (кишечник). Ясный эффект обнаруживается лишь в том случае, если развитие головастиков перед опытом протекало в недостаточно благоприятных условиях (см. 3-ю серию в табл. 3 и 4). Следует отметить, что в регенерате хвоста резорбционные изменения наступают несколько позже, чем в подлежащих тканях части хвоста. Последний также испытывает отчетливую деструкцию, но со значительным запозданием.

Интересно, что явления токсификации и дисгармонии в развитии при длительной тиреоидизации, обычно приводящие к массовой гибели животных в конце метаморфоза, у головастиков с регенерирующими хвостами проявляются в значительно ослабленной форме. Так, например, в 1-й серии подвергшиеся тиреоидизации головастики были оставлены для наблюдений еще на 3 дня. Из 20 головастиков контрольной группы к 18-му дню осталось в живых только 2 личинки, тогда как из 20, подвергшихся в начале опыта ампутации хвоста,

за тот же срок выжило 14. Очевидно, наличие пролиферационных процессов является в этом отношении благоприятно действующим фактором.

Остановимся на материалах еще одного опыта, показывающего, что при создании условий, наиболее благоприятствующих процессам пролиферации, ампутация и последующая регенерация подлежащего резорбции органа приводят к еще более сильному торможению метаморфоза. В этом опыте тиреоидин был заменен стимулирующим рост веществом передней доли гипофиза (так называемая «эозинофильная зона»). Головастикам имплантировались кусочки (по 1.5 мг) свежего вещества передней доли. Изменения контрольных и опытных личинок были прослежены во всей динамике, причем наиболее значительные различия обнаружились на 20-й день опыта. Соответствующие данные приведены в табл. 5 (остальные цифры во избежание громоздкости изложения мы не приводим).

Таблица 5

Влияние регенерации хвоста на развитие головастиков, рост которых стимулировался имплантацией передней доли гипофиза

Дни от начала опыта	Серии	Вес (в мг)		Длина кишечника (в мм)
		всего головастика	хвоста	
0	Исходный материал	450.0	98.0	152.4
20	1— Контроль	244.1	16.5	23.4
	2— Гипофиз	452.5	90.0	52.9
	3— Контроль + регенерация	308.7	61.4	43.8
	4— Гипофиз + регенерация	610.0	106.4	104.4

Головастики, которым имплантировалось вещество передней доли, первоначально характеризовались ускоренным ростом, а на 20-й день в результате начавшегося метаморфоза по весу тела и хвоста, вновь совпадают с исходными данными и значительно превосходят контроль (различие в стадии развития демонстрируется разницей в размерах кишечника). Вес тела и хвоста, длина кишечников у головастиков 3-й группы (регенерация) также значительно выше, чем в контроле, что позволяет говорить об отчетливой задержке метаморфоза в результате ампутации половины хвоста в начале опыта и его последующей регенерации. В случае, когда рост головастиков стимулируется веществом передней доли и одновременно вызывается регенерация

хвоста (ср. 1-я и 4-я группы), эффект торможения резорбционных процессов парадоксально велик (вес тела 610.0 мг против 244.1 мг у неоперированного контроля, вес хвоста 106.4 мг против 16.5 мг, длина кишечника 104.4 мм против 23.4 мм).

Таким образом торможение резорбции под влиянием ампутации и последующей регенерации органа значительно усиливается в том случае, если одновременно организм подвергается действию факторов, стимулирующих пролиферационные процессы (гипофиз).

3. Обсуждение результатов

Полученные в данной работе материалы с очевидностью показывают, что ампутация конечностей или хвоста у головастиков приводит к задержке метаморфоза. Торможение оказывается больше в том случае, если ампутируется орган, испытывающий пролиферацию (конечности). При ампутации органа, подлежащего полной редукции в процессе превращения (хвост), задержка резорбционных явлений наблюдается лишь в самом органе, подвергшемся операции. О торможении же общих метаморфотических процессов в данном случае говорить нет оснований.

Возникает вопрос, не связан ли наблюдающийся эффект с общей травмой организма в результате операции. Анализ данных этой работы и материалов других авторов позволяет исключить эту возможность. Действительно, в наших опытах было показано, что задержка резорбционных процессов происходит в большей степени при ампутации конечности, нежели при ампутации хвоста. Травма же в последнем случае, если принять во внимание размеры раневой поверхности и массу удаляемой части, значительно больше, и если бы она оказывала влияние на метаморфоз, то при ампутации хвоста торможение должно было бы выявиться в большей степени. В ряде работ Бляхера и сотрудников ([3, 8, 9]) опыты ампутации хвоста и конечности у головастиков производились с иными целями, авторы не обнаружили какого-либо влияния травмы на метаморфоз [1]. Более того, в последнем исследовании ([9]) производились многократные ампутации задней конечности, но и в этом случае авторы считают маловероятным вредное влияние упомянутой операции. Ирихимович (неопубликованные данные) производил ампутацию почти целиком всего хвоста и не обнаружил разницы в общем развитии между

[1] Мы оставляем в стороне вопросы, касающиеся изменения регенерационной способности органов в процессе метаморфоза, как не имеющие непосредственного отношения к теме данной работы. Можно сослаться на работы Байрис (Byrnes, 1904) а особенно Каммерера (Kammerer, 1905), который весьма детально исследовал явление изменения регенерационной способности органов в процессе онтогенеза (в период метаморфоза) у различных видов.

опытными и контрольными личинками. Лапчинский (неопубликованные данные) при ампутации половины хвоста у головастиков в период непосредственно после операции наблюдал даже некоторое ускорение метаморфоза. В наших же опытах при ампутации половины хвоста эффект торможения резорбции в этом органе обнаруживался лишь спустя значительный период времени, когда о влиянии травмы говорить не приходится. Таким образом вероятнее всего, что торможение метаморфоза происходит действительно под влиянием регенерационных процессов. Ранее Зелени ([13]), а также Бляхер с сотрудниками ([3]) установили, что при одновременной ампутации конечности и хвоста скорость регенерации последнего увеличивается. Последующие опыты Воронцовой и Лиознера ([8, 9]) показали, что стимуляция наблюдается только в случае, когда в ампутированной конечности имеет место регенерационный процесс. Если же регенерация ампутированной конечности предотвращалась, ускорения регенерации хвоста не наблюдалось. Нам кажется, что ускорение регенерации хвоста при наличии регенерационного процесса в конечности может быть связано также и с влиянием последнего на метаморфоз, поскольку при этих условиях была показана задержка резорбционных процессов, которая в свою очередь создает условия, благоприятствующие течению пролиферационных процессов в организме. Ампутируя конечности и вызывая регенерацию, скорость которой наиболее велика на ранних стадиях процесса, мы имеем во вновь образующейся бластеме условия и процессы, в некоторой степени аналогичные таковым при образовании зачатков конечностей при их нормальном развитии, хотя в общем состоянии организма молодой личинки и более взрослой при регенерации *нельзя* провести полной аналогии. Именно, толкование полученных результатов в этом разрезе имеет ряд оснований.

Данные по естественному развитию головастиков показывают, что интенсивная резорбция начинается лишь по завершении периода интенсивной пролиферации. Путем экспериментального вмешательства (ампутация конечности) период интенсивной пролиферации увеличивается, в результате чего изменяется время наступления резорбции. Использованный нами срок для наблюдений, имевших в результате этого изменения в общем состоянии организма, вполне достаточен, так как, согласно данным Воронцовой и Лиознера ([8, 9]), эффект стимуляции регенерации хвоста со стороны регенерирующей конечности обнаруживается даже в весьма незначительный промежуток времени (1—3 дня).

Таким образом пролиферационные явления (при естественном развитии личинки и вызванные экспериментально) оказывают тормозящее влияние на течение резорбционных процессов. Задержка метаморфоза усиливается, если регенерация сочетается с изменением

общих условий, благоприятствующих течению пролиферационных процессов (имплантация передней доли гипофиза).

Наши данные устанавливают, что соотношение между пролиферацией и резорбцией, выражающееся во взаимном исключении периодов интенсивной резорбции и усиленной пролиферации, отражает существование тесной, непосредственной связи обоих процессов. С другой стороны, несомненно значение общих гуморальных факторов, от которых также зависит соотношение обоих процессов.

Полученные результаты представляют некоторый интерес и с более общей, эволюционной точки зрения. Утрата органа, имеющего значение лишь для личинки и затем полностью редуцирующегося, не оказывает столь сильного влияния на развитие, как утрата органа, играющего большую роль в дефинитивной фазе. Сохранение личиночной стадии в течение более длительного времени при потере развивающегося дефинитивного органа следует, очевидно, рассматривать в качестве целесообразной приспособительной особенности.

4. Выводы

1. Цель данной работы заключалась в выяснении вопроса, в какой мере соотношение между пролиферацией и резорбцией, имеющее место в процессе развития личинки (несовпадение их во времени), является отражением непосредственной связи между ними.

2. Ампутация задних конечностей у головастиков в период прометаморфоза приводит к задержке резорбционных процессов, что может быть объяснено увеличением «пролиферационной фазы» благодаря последующим регенерационным процессам.

3. Это влияние нет оснований приписать травме при операции, поскольку удаление части хвоста (на $^1/_3$ по весу) не сопровождается торможением метаморфоза или последнее отражено в очень слабой степени.

4. Торможение резорбционных процессов под влиянием ампутации хвоста значительно усиливается в случае, если, экспериментально, под влиянием трансплантации передней доли гипофиза, пролиферационные процессы в организме стимулируются.

5. Взаимное исключение периодов интенсивной резорбции и усиленной пролиферации, связанное с действием общих гуморальных факторов, в то же время является результатом непосредственной связи обоих процессов.

6. Утрата органа, имеющего значение лишь для личиночной жизни (хвост), не оказывает влияния на развитие в той мере, как утрата органа, сохраняющегося в дефинитивной фазе (конечности).

Лаборатория механики развития животных организмов. Академия Наук СССР.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Алешин Б. В., Исследования по метаморфозу амфибий. III. Опыт теории метаморфоза, Биол. журнал, 4, 1935.

[2] Борсук Р. А., Исследование потери регенерационной способности задней конечности, Труды Ин-та морфогенеза, т. III, 1935.

[3] Бляхер Л. Я., Материалы по механике метаморфоза амфибий, Труды лаб. Моск. зоопарка, т. IV, 1928.

[4] Бляхер Л. Я., Воронцова М. А., Ирихимович А. И. и Лиознер Л. Д., О влиянии регенерационного процесса одной части организма на скорость регенерации другой, Труды Ин-та морфогенеза, т. I, 1934.

[5] Войткевич А. А., Исследование щитовидной железы в процессе естественного метаморфоза амфибий, там же, т. V, 1936.

[6] Войткевич А. А., О роли температурного фактора в процессе превращения головастиков лягушки, там же, т. VI, 1937.

[7] Войткевич А. А., Передняя доля гипофиза и экспериментальный гигантизм, Труды конфер. медиц. биологии, Киев, 1937.

[8] Воронцова М. А. и Лиознер Л. Д., Влияние регенерационного процесса одной части организма на скорость регенерации другой. Сообщение II, Труды Ин-та морфогенеза, т. II, 1934.

[9] Воронцова М. А. и Лиознер Л. Д., О влиянии регенерационного процесса одной части организма на скорость регенерации другой. Сообщение IV, там же, т. IV, 1936.

[10] Irichimowitsch A. I. u. Lektorsky I. N., Die Gesetzmässigkeiten des Wachstums während der Metamorphose bei Anura. I, Biol. Zibl., Bd. 54, 1934.

[11] Ирихимович А. И., Закономерности роста в процессе метаморфоза у амфибий, II и III, Труды Ин-та морфогенеза, т. V, 1936.

[12] Liosner L., Über der Mechanismus der Verlusts der Regenerationsfähigkeit während der Entwicklung der Kaulquappen von Rana temporaria, Roux' Arch., Bd. 124, 1931.

[13] Zeleny C., Degree of injury and rate of regeneration, Journ. exp. Zool., v. 7, 1909.

A. A. WOITKEWITSCH. THE EFFECT OF AMPUTATION OF PROLIFERATING AND RESORBING ORGANS ON THE DEVELOPMENT OF TADPOLES

SUMMARY

The object of present work was to find out what extent the correlation between proliferation and resorption in the evolutional process of the larva *Anura* finding its expression in the fact, that the processes of intensive proliferation are previous to those of increased resorption, reflects the direct union between them.

There was a possibility to make a deeper study of the idea about the character of independency between the phenomena of proliferation and resorption by means of modifying either of the components. The amputation of proliferating organs has as a result the inhibition of metamorphotic processes and in particular that of resorbent ones. This phenomenon can be observed in tadpoles of various species and ages and especially in the larvae which were growing during the phase previous to experiment, under rather unfavorable ecological conditions. The inhibition of resorption following the amputation of extremities is

not to be ascribed to trauma during the operation in sofar as the partia removal of the tail ($^1/_3$ by weight) is not accompanied with general inhibition of metamorphosis although the trauma in this instance would be considerably greater considering the surface of the wound, and sizes of the amputated section of the organ.

The amputation of tail (organ subjected to complete resorption during the evolutional process of the species) involves the inhibition of resorption only in the remaining section of that organ, and inhibition effect increases in proportion with the period of time elapsed since the moment of operation, which can be connected with the synchronizing regeneration process. The inhibition of resorption process under the influence of amputation (and of the subsequent organ regeneration) becomes considerably greater, of the organism is exposed to factors which stimulate proliferation processes (the anterior lobe of pituitary).

Mutual exclusion of periods of intensive resorption and of those of the increased proliferation connected with the effect of general humoral factors, is the same time the result of the immediate connection of both processes.

The experimental data permit to draw another more general conclusion. The loss of the organ important only for the larva life (the tail) does not influence the development to such extent, as the loss of an organ, which is kept in the definitive phase of development limbs.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Д. Е. РЫВКИНА

СОДЕРЖАНИЕ ГЛИКОГЕНА В РЕГЕНЕРИРУЮЩЕЙ ТКАНИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Опыты ставились на белых крысах, которым наносились на спину по две раны. Во время заживления ран количество гликогена в грануляционной ткани и в раневом крае кожи значительно уменьшается. Наиболее низкие количества гликогена приходятся на 5-й день после нанесения ран. В это время грануляционная ткань состоит из незрелых, недифференцированных клеток, в крае кожи только начинается рост молодого эпителия. В более поздние сроки начинаются процессы дифференцировки, рост замедляется и количество гликогена начинает постепенно повышаться. Следовательно, регенерация сопровождается уменьшением гликогена в ткани и наибольшее понижение его совпадает с наиболее ранней стадией роста.

В настоящее время имеется большое количество исследований по обмену ткани при росте и размножении клеток. Изучение биохимического состава ткани в течение процесса регенерации дает возможность понять сущность тех изменений в химизме ткани, которые связаны с ростом и делением клеток в ней. Эти данные могут послужить также фундаментом для разработки вопросов о средствах экспериментального воздействия на процессы роста при заживлении ран и при опухоли.

В настоящее время выяснен общий тип химической динамики процессов роста в размножении клеток. Исследования Варбурга (1) показали, что гликолиз является той реакцией, которая снабжает клетки энергией, необходимой для роста. Эмбриональная ткань характеризуется высоким аэробным гликолизом и соответствующим этому энергичному гликолизу интенсивным дыханием. В течение роста происходит переход к стационарному состоянию взрослых тканей, причем гликолиз падает, дыхание остается сильным. Из этого стационарного состояния могут развиться доброкачественные и злокачественные опухоли, причем гликолиз снова возрастает, дыхание же не увеличивается.

Кронтовский (2) и его сотрудники обнаружили, что в культуре ткани активность клеток резко повышается. Обмен клеток приводит

к освобождению энергии, причем главным источником энергии является потребление сахара. Кронтовский нашел, что кусочки ткани весом в 0.01 мг потребляют в 48 час. из окружающей среды половину исходного сахара. Большую часть исчезнувшего сахара можно обнаружить в виде молочной кислоты.

Относительно физиологии и биохимии регенераций в литературе имеется мало данных.

При регенерации мышечной ткани у кур и кролика окислительный обмен понижается, появляется аэробный гликолиз, отсутствующий в норме, анаэробный гликолиз значительно повышается. Таким образом обмен регенерирующей мышцы приближается к обмену опухоли [Pentimalli ([3])]. При заживлении ран у крыс — в крае поврежденной и регенерирующей кожи — при неизменном дыхании возрастает гликолиз, и коэффициент Варбурга «U», характеризующий преобладание гликолиза над дыханием, увеличивается. В грануляционной ткани происходит повышение обоих процессов — дыхания и гликолиза. Следовательно, грануляционная ткань приближается по своему обмену к молодой дифференцирующейся, т. е. эмбриональной ткани, обмен поврежденной и регенерирующей кожи приближается к обмену опухоли, в которой происходит только рост и отсутствует дифференцировка ([4]).

Владимирова ([5]), исследуя содержание молочной кислоты в регенерирующей конечности аксолотля на разных стадиях регенерации, обнаружила повышенное содержание молочной кислоты в стадии конуса.

В регенерирующей ткани обнаружен также сдвиг реакции ткани в сторону повышения активной кислотности. При регенерации конечности у камчатского рака *Parabithades camtchatica* молодая ткань в течение всего процесса регенерации имеет более кислую реакцию: pH—6.71 вместо 6.95 [Окунев ([6])]. То же происходит при заживлении асептических ран. Через 2 часа после повреждения реакция изменяется в кислую сторону до pH — 6.71. Через 9 дней pH остается еще на цифре 6.97 и через 14 дней реакция ткани еще не возвращается к норме [Гирголав ([7])]. Следовательно, общий тип химической динамики растущей ткани характеризуется повышением гликолитических процессов. Растущая ткань отличается сдвигом реакции в кислую сторону. Это зависит от накопления молочной кислоты. Последняя получается путем распада гликогена, причем освобождается энергия, необходимая для роста. Отсюда возникает вопрос о судьбе исходного вещества, т. е. гликогена. Настоящая работа имеет своей целью исследование содержания гликогена в ткани при регенерации на млекопитающих.

В литературе имеется весьма большое количество данных о значении гликогена, о ходе ферментативного расщепления его, поэтому нет надобности эти данные лишний раз приводить.

Метод

Опыты ставились на белых крысах в возрасте 6—10 мес. Животные содержались на стационарной диэте из белого хлеба, молока и овса. На спину наносились по две раны, каждая площадью в 2 см². Раны покрывались стерильной марлей. Гликоген определялся по методу Pflüger'a, видоизмененному Сиротининым. Перед взятием ткани на анализ животные голодали 18—20 час. Исследования производились в крае кожи и в грануляционной ткани. Нормой для данных, относящихся к грануляции, служила цифра гликогена в подкожной ткани, так как грануляционный слой нельзя снять с подкожной ткани. Ввиду того, что в коже и в подкожной ткани содержится разное количество гликогена, обращалось особое внимание на тщательное разделение обеих тканей. Бритвой можно легко и быстро срезать подкожную ткань так, чтоб на коже ее не оставалось. Была проведена серия для контроля под микроскопом. Соскабливался также верхний роговой слой кожи с остатками волосков. Для каждого анализа бралась ткань с 2—3 крыс. Ставились две параллельных пробы. Кроме того, в подкожной ткани и в грануляции производилось определение содержания воды.

Результаты

Цыфры, определяющие результаты, составлены в т таблице на стр. 528.

В нормальной подкожной ткани воды содержится 60—65% в грануляции на 5-й день, наиболее рыхлой — 80—85%. Содержание гликогена в подкожной ткани обнаруживает значительное колебание; объясняется это, повидимому, разницей в возрасте и во времени года.

Итак, при сопоставлении содержания гликогена в ткани на разных стадиях регенерации обнаруживается, что наиболее низкие цифры в коже грануляции соответствуют 5-му дню. Падение гликогена в грануляции далеко превосходит нарастания воды. При исследовании под микроскопом грануляционная ткань состоит только из незрелых — недифференцированных клеток. В крае кожи в это время затихают воспалительные изменения, и начинается рост молодого эпителия.

Через 9 дней рост грануляционной ткани замедляется. При осмотре глазом грануляции становятся более бледными и сухими. При исследовании под микроскопом обнаруживается образование соединительнотканных клеток и волокон. В это время количество гликогена возрастает в грануляции и в большем количестве опытов с краем кожи. Через 12 дней, когда рана еще не зажила окончательно, содержание гликогена в грануляции возвращается к норме. То же происходит и в ряде опытов с кожей, в части же опытов (№ 4 и 5) количество гликогена остается пониженным и в это время.

Изменение содержания гликогена в крае поврежденной и регенерирующей ткани (мг %)

	Норма	После нанесения раны		
		5-й день	9-й день	12-й день
1	67.65	46.35	25.22	67.0
2	70.17	44.04	45.23	71.12
3	69.70	39.39	47.27	68.11
4	69.52	37.90	48.11	46.00
5	68.80	35.14	46.47	43.00
6	64.89	35.00	32.48	—
	Среднее . . 68.53	40.13	40.45	59.08

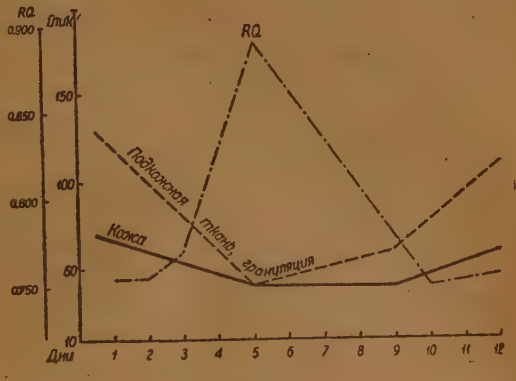
Содержание гликогена в подкожной ткани и грануляции (мг %)

	Норма	После нанесения раны		
		5-й день	9-й день	12-й день
1	205.79	54.22	87.10	141.10
2	197.37	46.35	65.95	92.86
3	169.61	49.32	60.02	96.10
4	155.66	40.33	57.47	102.20
5	127.83	36.40	51.91	—
6	103.35	34.29	50.57	—
7	95.48	33.37	50.98	—
8	92.70	23.17	50.51	—
9	84.60	20.31	—	—
10	60.00	—	—	—
	Среднее . . 129.26	36.53	59.30	108.06

Следовательно, процесс регенерации сопровождается отчетливым изменением содержания гликогена в ткани. Наибольшее понижение его совпадает с наиболее ранней стадией роста. В более поздние сроки, когда рост замедляется, гликоген начинает накапливаться.

Интересно сопоставить кривую дыхательного коэфициента животного при заживлении ран, полученную Стригановой ([8]), с кривой гликогена (фиг. 1). Оказывается, что кривая гликогена является зеркальным отображением кривой дыхательного коэффициента. На 5-й день, когда коэффициент достигает наивысшей точки, кривая гликогена в ткани достигает наиболее низкой точки. Это указывает

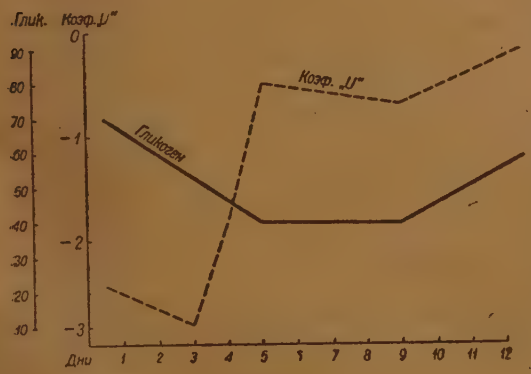
на истинное увеличение использования гликогена в этой стадии, происходящее не только в ране, но, может быть, и во всем организме. Те же взаимоотношения наблюдаются при сопоставлении кривой гликогена в коже с коэффициентом Варбурга «U», взятых из нашей прежней работы (фиг. 2).



Фиг. 1

В литературе имеется целый ряд данных, касающихся содержания гликогена в растущей ткани развивающихся эмбрионов [Needham (⁹)].

В самых ранних стадиях развития куриного эмбриона Lewin обнаружил исчезновение гликогена. Исследования Kato, Zusumi, Tomita доказали, что в эмбрионах цыпленка в первые 8 дней инкубации резко уменьшается количество глюкозы: от 0.4 до 0.1 мг % и ниже. Одновременно с уменьшением свободной глюкозы количество молочной кислоты повышается. От начальной величины в 0.02 мг % она достигает на 5-й день максимума в 0.13 мг % и возвращается к норме на 14-й день.



Фиг. 2

Warburg, Posener, Negelein нашли значительное увеличение потребления углеводов тканями развивающегося цыпленка на 3-й и 5-й день. Konopacki, работая с яйцами лягушек, получил те же результаты. Он нашел, что после оплодотворения количество гликогена значительно уменьшается и остается на очень низких цифрах до стадии образования нейрулы, после чего количество гликогена увеличивается.

В полном соответствии с этими данными находятся данные относительно дыхательного коэффициента. Кривые, приводимые Bohr и Hasselbalch'ом, указывают, что на ранних стадиях инкубации дыхательный коэффициент доходит до 1 и в последние 2 недели падает

до 0.73. В первые часы после оплодотворения яйца разных морских животных также имеют высокий дыхательный коэффициент.

Warburg нашел RQ = 0.9 через 24 часа после начала развития в яйцах *Arbacia pustulosa*. Scharer нашел 0.85 для *Echinus microtuberculatus*. Fauré-Fremiet нашел дыхательный коэффициент 1 для яиц *Sabelariae alveolata*.

К этим данным можно прибавить также указания относительно содержания гликогена в опухолевой ткани.

Lahm ([10]) доказал, что в незрелых раках гликоген не содержится; отсутствие его, по мнению автора, является признаком активной регенерации.

Итак, можно считать установленным, что в ранние периоды роста количество гликогена в ткани уменьшается. Это уменьшение является общей реакцией для всякой быстро растущей ткани. Оно обнаруживается в культуре ткани в ранних стадиях эмбрионального развития на разных ступенях филогенеза и в постэмбриональной жизни при регенерации и при опухолевом росте.

Следовательно, во всех случаях для осуществления процессов роста и деления клеток тратится энергия, источником которой является усиленное потребление углеводов, а также и других пищевых веществ — белков и жиров.

Вывод

Процесс регенерации сопровождается отчетливым уменьшением содержания гликогена в ткани. Наибольшее понижение его совпадает с наиболее ранней стадией роста. В более поздние сроки, когда рост ткани замедляется, гликоген начинает накапливаться.

Лаборатория механики развития животных организмов. Академия Наук СССР.

Поступило март 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Варбург, Обмен веществ раковой клетки, ГИЗ, 1926.
[2] Krontowski, Grundvorgänge d. energieliefernden Umsatzes in Gewebekulturen, Arch. f. exp. Zellforsch., Bd. XI, 1931.
[3] Pentimalli, Über d. Stoffwechsel d. regenerierenden Gewebes., Zt. f. Krebsforsch., Bd. 25, 1927.
[4] Рывкина, Гликолиз и дыхание при экспериментальном дегтярном раке, Врачебное дело, № 8, 1934.
[5] Владимирова, Содержание молочной кислоты в регенерирующей конечности аксолотля, Труды Лабор. эксперим. зоолог. и морфологии жив. Академии Наук СССР, т. IV.
[6] Окунев, Messung d. Wasserstoffionenkonzentration in regenerierenden Extremitäten d. Krabbe Parabithades camtch., Bioch. Zt., 208, 1929.

[7] Гирголав, Вестник хирургии, кн. 24, 1926.
[8] Стриганова, Общий газообмен при заживлении ран под влиянием эмбрионального экстракта, Советская хирургия, № 5, 1935.
[9] Needham, Chemical Embryology, v. II, section 7.
[10] Lahm, Glykogengehalt d. Uteruskarzinome, Zt. f. Geb. u. Gynek., Bd. 93, 1928.

D. E. RIVKINA. DER GLYKOGENGEHALT IN DEN REGENERATIONSGEWEBEN DER SÄUGETIERE

ZUSAMMENFASSUNG

Der allgemeine Verlauf der chemischen Dynamik der wachsenden Gewebe ist durch die gesteigerten glykolytischen Prozesse gekennzeichnet Das wachsende Gewebe unterscheidet sich vom ruhenden dadurch, dass eine Verschiebung in der Richtung des Säurereaktion stattfindet, welche von der Ansammlung der Milchsäure abhängt. Sie entsteht ihrerseits durch den Glykogenzerfall, wobei die Energie, welche für das Wachstum unbedingt notwendig ist, frei wird. Daraus ergibt sich die Frage nach dem Schicksal der Ausgangssubstanz, d. h. des Glykogens.

Die vorstehende Arbeit hat zum Ziel die Untersuchung des Glykogengehalts in den Geweben bei der Regeneration der Säugetieren.

Die Versuche wurden an weissen Ratten angestellt, welchen am Rücken eine sterile Wunde beigebracht wurde. Der Glykogengehalt wurde an Wundrande der Haut und im Granulationsgewebe bestimmt.

Bei der Gegenüberstellung des Glykogengehaltes in den Geweben verschiedener Stadien der Regeneration wurde festgestellt, dass die geringste Menge in der Haut und im Granulationsgewebe des 5—6 Tage vorhanden ist.

Bei der mikroskopischen Untersuchung wurde gefunden, dass das Granulationsgewebe am 5 und 6 Tage nur aus unreifen, nichtdifferenzierten Zellen besteht. Am Hautrand beginnt zu dieser Zeit das Wachstum des jungen Epithels.

9 Tage nach der Wundsetzung verlangsamt sich das Wachstum des Granulationsgewebes. Bei der mikroskopischen Untersuchung wurde die Bildung von bindegeweblichen Zellen und Fasern festgestellt. Zu dieser Zeit nimmt die Glykogenmenge in den Granulationsgeweben und im Wundrande der Haut zu, bleibt aber unter der Norm. Nach 12 Tagen, wenn die Wunde noch nicht vollständig verheilt ist, steigt de Glykogengehalt im Granulationsgewebe und im Wundrande der Haut zur Norm an. Folglich wird der Regenerationsprozess durch eine deutliche Veränderung des Glykogengehaltes in den Geweben begleitet.

Seine stärkste Reduzierung fällt mit dem frühesten Wachstumsstadium zusammen. In den späteren Stadien, wo sich das Wachstum verlangsamt, beginnt eine Ansammlung des Glykogens.

In der Literatur gibt es eine ganze Anzahl von Daten, die sich auf den Glykogengehalt in den wachsenden Geweben der sich entwickelnden Embryonen beziehen. Man kann als festgestellt annehmen, dass in den frühesten Wachstumsperioden die Glykogenmenge in den Geweben sich verringert. Diese Verringerung ist eine allgemeine charakteristische Reaktion für jedes schnellwachsende Gewebe. Sie kann in den Gewebekulturen, in den Frühstadien der embryonalen Entwicklung und ebenso beim Wachstum von Tumoren beobachtet werden.

Folglich wird in allen Fällen für das Wachstum eine Energie verbraucht, deren Quelle der verstärkte Kohlenwasserstoffverbrauch ist.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Г. ШТРАЙХ и Е. СВЕТОЗАРОВ

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПРОЦЕСС СМЕНЫ ОПЕРЕНИЯ

Исследование ставит своей задачей выяснить локализацию факторов, ответственных за возникновение способности перообразующей ткани к регенерации, и механику естественной линьки птиц. Используются литературные данные и собственные экспериментальные наблюдения на утках, касающиеся половой периодичности и значения полового гормона в процессе смены оперения.

Авторы приходят к выводу, что способность к периодической смене оперения не зависит от особенностей самой перообразовательной ткани, а определяется гормонально, на основе сезонных колебаний активности щитовидной и половых желез. Наступление и дальнейшее течение линьки обусловливается повышенной активностью щитовидной железы, гормон которой необходим для возникновения этого процесса, и снижением деятельности половых желез, тормозящих линьку. Периодичность функции щитовидной железы и половых желез контролируется гипофизом, тиреотропная и гонадотропная деятельность которого в свою очередь находится под воздействием внешних факторов (свет) и под реципрокным влиянием этих желез.

Введение

Факторы, определяющие периодическое обновление перьевого покрова птиц, до настоящего времени с достаточной ясностью еще не установлены. В известной степени это обусловливается слабой изученностью многих деталей естественного течения этого процесса в связи с его особенностями у птиц различного систематического положения.

Наиболее изучена реакция птиц на вещество щитовидной железы, способной ускорять и вызывать процесс линьки de novo. Интерпретация этих данных в отношении нормальной функции щитовидной железы и ее участия в естественном течении этого процесса встречает значительные затруднения. Обсуждая этот вопрос, Larionov ([53]) приходит к выводу о невозможности в настоящий момент толковать явление линьки только в связи с влиянием щитовидной железы, поскольку процесс смены оперения зависит и от других моментов, к которым в первую очередь следует отнести половые железы. Ряд данных, которые мы рассмотрим подробнее ниже, свидетельствует о связи между процессом линьки и явлениями размножения.

Ларионов ([52]), Marble ([57]), Штрайх и Светозаров ([78, 79]) и др. на курах, гусях и утках доказали связь между линькой и яйценоскостью. Для диких видов определенное соотношение между активностью половых желез и процессом смены оперения установлено работами Verwey ([84]) и Woitkewitsch u. Nowikow ([88]), на основании которых можно говорить о взаимозависимости этих процессов по крайней мере в хронологическом отношении. Помимо этого в экспериментах по кастрации птиц М. Завадовский ([89]), Belsky ([5]) и др. наблюдали изменения в течении линьки. Они дают основание полагать, что функция половых желез небезразлична для процесса смены оперения.

Совпадение периода линьки, как и явлений размножения, с моментом изменения температурного и светового режима может служить указанием на то, что возникновение и дальнейшее течение этих процессов происходит при определенном участии факторов внешней среды. Это положение подтверждается данными о нарушении течения линьки при изменении температуры [Pézard, Sand et Caridroit ([65])] и выключении света [Beebe ([4])]. Учитывая значение этих факторов в развитии половых желез [Bissonnette ([19–31]) и др.], следует допустить и возможность косвенного их влияния на линьку через гонады.

Таким образом на основании приведенных данных можно наметить ряд факторов, влияющих на процесс смены оперения. Однако достаточно полное представление о значении каждого из них отсутствует, в связи с чем природа линьки до настоящего времени остается неясной. Подобное положение связано, как нам кажется, с тремя моментами:

1) недостаточной изученностью естественного течения процесса линьки, что затрудняет учет его изменений при экспериментальных воздействиях,

2) недостаточным вниманием, уделяемым линьке в экспериментальных работах, в частности по кастрации, тиреоидектомии и т. д., и

3) изолированным изучением отдельных факторов, влияющих на линьку.

В настоящем исследовании мы попытались окончательно выяснить роль полового гормона и температуры в процессе смены оперения и на основании этих наблюдений и литературных данных построить общую схему, объясняющую периодичность явления линьки.

Материал и метод

При выборе объекта мы руководствовались следующими соображениями. Первое касается характеристики процесса смены оперения, его отдельных элементов — хронологии, интенсивности и продолжительности, поскольку уклонения от нормы при экспериментальных воздействиях могут быть легко констатированы лишь в том случае,

если при типичных условиях эти элементы значительно не колеблются в зависимости от индивидуальной изменчивости, состояния птицы и т. д. Вторым необходимым условием является достаточная изученность линьки у данного объекта и возможность точного и объективного учета ее течения. Исходя из этого, мы выбрали в качестве объекта исследования домашних уток руанской породы. Как показали предшествующие работы, утки этой породы весьма сходны по характеру линьки с дикой кряквой [см. Streich u. Swetosarow ([81])]. Линька этих птиц протекает в определенное время года с постоянной продолжительностью и характеризуется строгой последовательностью смены перьев на отдельных птерилиях. Наличие сезонной изменчивости в окраске оперения селезней еще больше облегчает наблюдения за их линькой.

Опишем кратко основные черты процесса смены оперения уток [подробнее см. Штрайх и Светозаров ([79])]. Оба пола линяют в течение года дважды. Первая, или летняя линька, в течение которой сменяется все оперение, происходит с июня по август. Вторая, или осенняя линька начинается тотчас после окончания первой и заканчивается в сентябре. В этот цикл смены оперения линяет только туловище, перья крыла, выпадающие в конце первой линьки, второй раз не линяют. Общая продолжительность каждой линьки равна 60 дням с весьма незначительными индивидуальными колебаниями. Характерной особенностью линьки уток является быстрое выпадение в течение 5—10 дней перьев крыла и различная окраска зимнего и летнего оперения у селезней. В результате летней линьки брачное оперение заменяется скромно окрашенным «самочьим». Выпадение рулевых перьев весьма точно отражает процесс смены оперения в целом. Это обстоятельство позволяет судить о состоянии линьки всего оперения на основании числа оставшихся перьев хвоста. Количество последних строго постоянно 18, и путем их подсчета всегда можно точно определить стадию линьки данной птицы.

Наблюдения велись на 90 селезнях руанской породы в течение целого года (с января по декабрь включительно). Птица была распределена на две основные группы. Половина селезней находилась все время в естественных условиях; другая — в зимние месяцы помещалась в отапливаемом птичнике с постоянной температурой около $+10^{\circ}$. В течение всего времени, пока температура воздуха вне помещения в среднем была выше 10°, птицы второй группы (опыт) находились в тех же условиях, что и контрольные. Обе группы каждые 10 дней просматривались на линьку, состояние которой учитывалось путем подсчета оставшихся рулевых перьев и маховых первого и второго порядка. Ежемесячно по две птицы из каждой группы кастрировались. Удаленные половые железы взвешивались, измерялись (длина и ширина) и форма их зарисовывалась. От каждой

железы брался кусочек для дальнейшей гистологической обработки. Полученный материал служил для суждения о состоянии межуточной и генеративной ткани. Два раза в течение года все кастрированные птицы вскрывались для исследования области расположения половых желез, в целях проверки чистоты удаления семенников.

Использованный при обработке материал распределялся по группам следующим образом:

контроль (естественные условия)	— нормальные селезни	21
» » »	кастрированные »	24
опыт (температура не ниже +10°)	нормальные »	21
» » » » +10°	кастрированные »	24

Результаты исследования

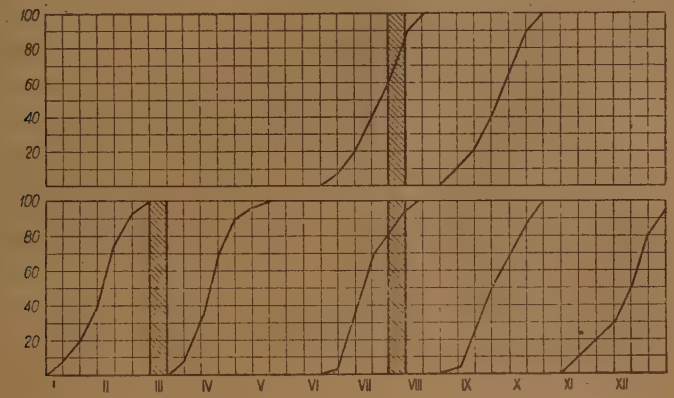
Прежде всего мы изложим данные, касающиеся уклонений в процессе линьки при изменении температурного режима и выключении полового гормона. Далее, естественно возникает вопрос о характере изменения этих факторов, а в связи с этим о причинах, обусловливающих сезонные колебания половых желез, т. е. вопросов об установлении природы половой периодичности.

А. Значение полового гормона и температуры

На основании имеющихся литературных данных можно считать доказанной зависимость между линькой и половыми железами, характер которой, однако, определенно не установлен. Наблюдения над естественным течением этих процессов согласно указывают на их хронологическую зависимость (в смысле взаимного исключения). Однако при экспериментальном подходе к вскрытию этой зависимости получены противоречивые результаты. Завадовский (l. c.) на селезнях, Pézard ([64]) на курах и Athias ([3]) на индейках не констатировали каких-либо изменений в характере линьки после кастрации. Goodale ([40]) наблюдал у кастрированных селезней торможение линьки, Cavazza ([33]) — ее полное выпадение. С другой стороны, Caridroit et Régnier ([32]) констатировали у селезня ускорение линьки после удаления половых желез, в то время как в опытах Belsky (l. c.), Benoit ([7]) и Horowitz ([43]) на курах вместо периодической смены оперения имело место постоянное выпадение перьев. Эти противоречия, как нам кажется, связаны с двумя причинами. Во-первых, во всех названных исследованиях, посвященных главным образом изучению влияния кастрации на окраску и структуру оперения, линьке уделялось мало внимания, и имеющиеся указания о линьке кастратов носят отрывочный характер. Исключение составляет работа Belsky (l. c.), проведенная со специальной целью исследовать изменения перообразовательных процессов при кастрации. Второе обстоятельство, которое следует учитывать при этом,— это возможность различных результатов на

птицах различного таксономического положения. Как показали исследования Nowikow ([63]), характер связи между половыми железами и перообразовательными процессами у отдельных видов птиц может быть совершенно различен. Следует учитывать также слабую изученность процессов смены оперения у многих использованных для опытов кастрации форм, что привело к весьма поверхностному суждению о характере линьки оперированных и нормальных животных.

У нормальных селезней контрольной группы (естественные условия) процесс смены оперения протекал в обычные для уток руан-



Фиг. 1. Линька нормальных и кастрированных селезней

ской породы сроки. В результате кастрации (январская серия) ритм линьки существенно изменился (фиг. 1). Несмотря на резкое несоответствие внешних условий с теми, в которых происходит нормальная линька, кастрированные птицы начали линять через несколько дней после удаления половых желез и линяли непрерывно в течение всего года. Последовательность смены перьев на отдельных птерилиях и продолжительность линьки не изменились. Сохранилась также и характерная особенность линьки крыла, перья которого при типичных условиях выпадают в промежутке между двумя линьками или в конце первой. В то время как туловище за год успело перелинять 4 раза, маховые сменились дважды — первый раз между первой и второй линькой, второй — между третьей и четвертой. Кастрация, произведенная в феврале и позже, дала такие же результаты. Смена оперения начиналась через 10—15 дней после операции и протекала перманентно. При удалении гонад летом у естественно линяющих птиц скорость смены оперения не изменилась, но к нормальным двум циклам линьки добавлялся третий.

Явление беспрерывной линьки кастратов показывает, что при

удалении половых желез выключается фактор (половой гормон), оказывающий тормозящее действие на процесс смены оперения. Естественно, возникает вопрос, определяется ли периодичность этого процесса только половой активностью или существуют еще какие-либо факторы, обусловливающие цикличность линьки?

Сезонная приуроченность линьки делает вероятным и участие температурного фактора при определении сроков линьки. Возможность прямого влияния температуры как будто подтверждается данными Pézard, Sand et Caridroit (l. c.), которые наблюдали выпадение линьки у *Pyromelana franciscana* при температуре выше 28°. На основании наших данных вопрос о непосредственном воздействии температуры на линьку следует считать, однако, решенным отрицательно. Сравнение линьки нормальных селезней контрольной и опытной групп не обнаружило каких-либо различий между ними. Кастрированные селезни обеих групп также линяли совершенно одинаково, несмотря на то, что одни находились в январе, например, при температуре —20-25°, а другие при температуре +10°. В связи с этим более вероятно предположение о косвенном влиянии температуры на линьку и, возможно, других факторов внешней среды (через половые железы, поскольку последние весьма чувствительны к изменениям внешних условий). Прежде чем переходить к обсуждению этого вопроса, мы изложим материалы о сезонных изменениях половых желез селезней.

В. Сезонные изменения в половых железах

Явления периодичности половой функции у позвоночных исследовались неоднократно. Оставляя в стороне разбор всей имеющейся литературы по этому вопросу, мы ограничимся рассмотрением данных по птицам.

На половую периодичность у птиц указывает еще Tannenberg (1799) ([83]). Позже появился целый ряд исследований, посвященных этому вопросу [Poll ([66]), Disselhorst ([37]), Schöneberg ([74]) на утках, Stieve ([75]) на галках, Bissonnette (l. c.) на скворцах, Leuckart ([55]), Allender ([1]), Keck ([46]), Woitkewitsch u. Nowikow (l. c.) на воробьях и т. д.]. Основное внимание в работах перечисленных исследователей уделялось изменению величины или веса семенников и состоянию сперматогенеза. Было установлено, что по этим признакам можно наметить два цикла развития мужских половых желез. Большую часть года семенники находятся в состоянии покоя, характеризующемся их минимальной величиной и прекращением сперматогенеза. Весною, к началу периода размножения, гонады начинают интенсивно развиваться: значительно увеличивается вес, сперматогенез активизируется. После более или менее длительного периода активности наступает депрессия, сопровождающаяся обратным развитием ткани

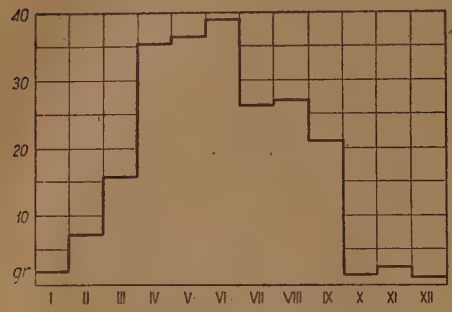
семенника. Различия в величине гонад в том и другом состоянии достигают у птиц громадных размеров. По данным Poll (l. c.), для диких уток увеличение выражается соотношением 1 : 200, 1 : 300. Наши наблюдения подтвердили эти данные, хотя величина расхождения между максимумом и минимумом размеров семенника была не столь велика (см. табл.).

Сезонные изменения величины и строения семенников

Месяцы	Вес одного семенника (в г)	Состояние генер. деятельности		Относит. содерж. отд. элементов *		Абсолют. содерж. отд. элементов	
		стадия сперм.	диаметр канальц.	генерат. ткань	межуточн. ткань	генерат. ткань	межуточн. ткань
I	2.25	1	78	72.2	27.8	1.62	0.63
II	7.57	1	240	85.2	14.8	6.45	1.12
III	16.18	3	355	83.0	17.0	13.42	2.76
IV	34.96	4	472	82.5	17.5	28.80	6.16
V	36.35	4	512	85.0	15.0	31.20	5.15
VI	38.90	4	472	82.8	17.2	32.00	6.90
VII	26.45	4	448	35.1	14.9	22.50	3.95
VIII	27.18	4	392	85.0	15.0	23.10	4.08
IX	21.72	4	412	85.3	14.7	17.50	4.22
X	4.00	3	202	76.0	24.0	3.04	0.96
XI	2.78	1	178	76.8	23.2	2.14	0.64
XII	2.60	1	100	71.7	28.3	1.86	0.74

Прежде всего рассмотрим данные по весу семенников. Основываясь на приведенных в таблице цифрах, графически представленных в виде кривой на фиг. 2, можно наметить четыре периода деятельности семенников. Первый период охватывает время с января по март и характеризуется значительным нарастанием веса, который достигает максимума при переходе во второй период, длящийся с апреля по июнь. С июля по сентябрь следует некоторое снижение веса половой железы. Дальнейшее падение веса семенников в октябре может быть выделено в четвертый период (депрессивное состояние), продолжающийся до конца года. Аналогичные соотношения наблюдаются и по величине гонад (фиг. 3). Наблюдения над состоянием сперматогенной ткани показывают, что развитие генеративной ткани протекает параллельно с увеличением веса семенников. Во втором и третьем периодах в подавляющем числе случаев можно констатировать большое число зрелых сперматозоидов, количество которых резко снижается при переходе к четвертому периоду. С октября по

начало февраля в семенниках наблюдается полное отсутствие зрелых спермиев, сперматогенез приостанавливается на второй и третьей стадиях. Обобщая, можно говорить о двух основных периодах в состоянии половых желез: функциональном, с марта по сентябрь, и депрессивном, с октября по февраль. Характерно, что в первом, втором и четвертом периодах значительных индивидуальных колебаний в строении семенников не наблюдается, в то время как в третьем (июль — сентябрь) состояние половых желез отдельных особей сильно вариирует. Причина этого явления будет обсуждена позже, при анализе соотношения состояния гонад и линьки.



Фиг. 2. Сезонные изменения веса семенников

Наиболее важным для нас представляется, однако, изменение не генеративной деятельности семенника, а его гормональной функции. Отсутствие точных данных о том, какие именно структурные элементы семенника продуцируют половой гормон, заставило нас более детально исследовать гистологию семенника, в частности межуточную ткань. Циклические изменения этого элемента и его соотношения с генеративной частью семенника могут в определенной степени характеризовать его эндокринную деятельность. При этом совершенно необходимо установить абсолютное количество той и другой ткани, поскольку сравнение их развития только на срезах, без учета абсолютного веса всей железы, может дать неверное представление. Этот вопрос подробно освещен в работе Stieve (l. c.), который, пользуясь разработанным им методом, вычислил абсолютное количество межуточной и генеративной ткани в семенниках галки. Мы основывали наши определения на данных по весу семенника

Фиг. 3. Сезонные изменения величины семенников

и на соотношении указанных структурных элементов, определяемых путем взвешивания бумажных вырезок проекции отдельных срезов. В дальнейшем применялась формула: $A = \frac{aP}{p}$, где A — абсолютный вес межуточной или генеративной ткани во всем семеннике, P — вес семенника, p — общий вес всех бумажных кусочков и a — вес вырезок соответствующей ткани. Полученные таким путем данные помещены в правой части таблицы. Абсолютное содержание обеих тканей изменяется параллельно с общей величиной семенников. Совершенно иная картина наблюдается в изменении их относительного содержания. В этом случае можно установить только два периода. Один из них совпадает с состоянием семенников, который был назван нами депрессивным (октябрь — февраль). В течение этого времени между межуточной и генеративной тканями сохраняется постоянное соотношение, равное 1 : 3. Во втором периоде, функциональном, относительное содержание межуточной ткани значительно снижается и устанавливается соотношение, равное 1 : 5.3. Приведенные данные противоречат выводу Stieve (l. c.), что у птиц сезонные колебания в количестве межуточной ткани отсутствуют. Вместе с тем соотношение между межуточной и генеративной тканями, установленное нами, отлично от приводимого этим исследователем для галки.

Приведенные данные имеют значение для суждения об инкреторной деятельности семенника, поскольку период его наивысшей активности характеризуется постоянным соотношением между генеративной и межуточной тканями, причем интерстиций в это время наиболее развит. Независимо от того, какой элемент семенника следует считать гормонопродуцирующим, едва ли можно сомневаться в том, что указанный период совпадает с моментом высокой гормональной активности. В пределах этого периода, очевидно, имеют место незначительные колебания в количестве гормона, соответственно количественным, но не качественным изменениям структурных элементов. В итоге мы вправе заключить, что изменение веса и величины семенников, сопровождающееся колебаниями в абсолютном и относительном количестве отдельных структурных элементов гонад, идет параллельно с изменением гормональной деятельности. Следует указать при этом на установленное нами обстоятельство, представляющее известный методический интерес, а именно, на соотношение между весом семенников и их линейными размерами. Удалось констатировать, что длина семенника возрастает строго пропорционально кубическому корню из веса, и отношение между этими величинами остается постоянным — $\frac{L}{\sqrt[3]{P}} = \text{const.}$ (K). Этот вывод осно-

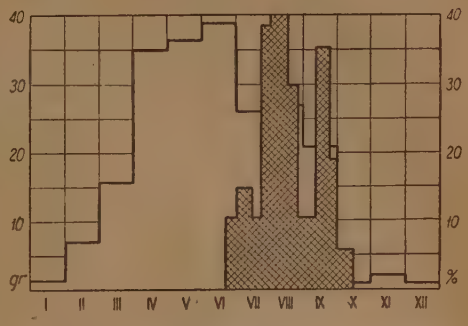
вывается на измерении 80 семенников, вес которых колебался от 1.9 до 51.5 г, причем величина K была равна 19.72. Тем самым становится возможным, не убивая животное, следить за изменениями семенников путем промера и последующего вычисления их веса по формуле: $P = \left(\frac{L}{19.72}\right)^3$.

Приведенные в этом разделе данные имеют важное значение при анализе связи между половой периодичностью и цикличностью линьки. Поскольку линька происходит в момент пониженной активности гонад, а удаление половых желез вызывает непрерывную линьку, естественно притти к выводу, что в нормальных условиях начало смены оперения определяется уменьшением количества гормона. В следующем разделе мы попытаемся привести дальнейшие доказательства правильности этого положения.

C. Связь сезонных изменений половых желез с линькой

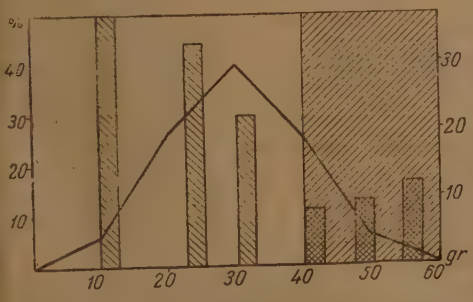
Наблюдениями Ларионова (l. c.), Marble (l. c.), Штрайха и Светозарова (l. c.) установлено, что характер линьки (ее хронология, продолжительность и интенсивность) определенным образом связан с особенностями половой деятельности. Птицы с высокой половой активностью и длительным периодом носкости линяют позже и быстрее малопродуктивных. Из этих данных можно заключить, что наступление линьки связано с интенсивностью половой деятельности в том смысле, что процесс смены оперения начинается лишь тогда, когда количество полового гормона снижается до определенного уровня. В зависимости от активности гонад этот момент может сдвигаться на более ранние или поздние сроки. В указанных исследованиях анализ гистологического строения гонад отсутствовал, между тем в данном случае он является очень важным. Этот пробел восполнен исследованиями, в которых была выяснена связь между гистологическим строением и линькой. Woitkewitsch u. Nowikow (l. c.) на основании изучения полового цикла у *Passer domesticus* установили, что время линьки совпадает с периодом депрессии гонад, которая выражается в значительном снижении их веса и в инволюционных изменениях спермиогенных элементов. Аналогичные данные получены на утках Schöneberg (l. c.), который, правда, не проводил специальных наблюдений за линькой и условно считал линяющими всех птиц в период времени с июня по сентябрь. В гонадах этих птиц также наблюдались депрессивные изменения, которые автор относит за счет линьки, хотя принятое им допущение является совершенно произвольным в связи со значительными индивидуальными колебаниями в сроках линьки и половой деятельности.

Существенным недостатком последних исследований является сопоставление половой деятельности и линьки на основании средних цифр, полученных путем суммирования данных по отдельным птицам, без специального учета последних. Отсутствие этого момента не позволяет установить связь между двумя интересующими нас процессами отдельно у каждой особи. Ввиду этого одновременно с данными по общей связи между линькой и состоянием гонад мы приводим также и материалы по отдельным особям.



Фиг. 4. Половая периодичность и линька селезней

Как видно из фиг. 4, линька исследованных нами уток совпадает с третьим из намеченных выше (см. стр. 539) периодов половой деятельности. В это время происходит некоторое снижение активности семенников, т. е. лишь количественные изменения, соответственно уменьшению их величины. Более интимная связь обнаруживается при сопоставлении состояния половых желез и линьки у отдельных особей. Для этой цели мы использовали птиц, находившихся в различных стадиях линьки к моменту удаления семенников (фиг. 5). Кривая линия на этой фигуре отражает интенсивность линьки, определяемую числом сменившихся за 10 дней перьев, отнесенных в процентах к их общему количеству. Заштрихованный участок правой части диаграммы соответствует времени выпадения маховых, что у отдельных птиц происходит неодновременно. Вертикальные столбики соответствуют весу семенников (одинарная штриховка указывает на наличие в них зрелых сперматозоидов, двойная — на приостановку сперматогенеза на различных стадиях). Каждый столбик помещен на пересечении с кривой интенсивности соответственно состоянию линьки отдельной птицы. Линька мелкого оперения начинается, когда произошло некоторое снижение количества полового гормона, но генеративная деятельность половой железы полностью не приостановилась. Линька же маховых начинается лишь тогда, когда гонады перешли в депрессивное состояние. Если маховые



Фиг. 5. Состояние гонад и стадия линьки у отдельных птиц

выпадают в момент интенсивной линьки мелкого оперения, активность гонад падает в большей степени, чем в том случае, когда линька крыла приходится на более поздние стадии процесса смены оперения в целом (в это время его интенсивность значительно снижается).

Изложенное позволяет сделать вывод, что наступление линьки связано со снижением половой активности (количества полового гормона), последующее же нарастание интенсивности процесса смены оперения приводит к дальнейшему уменьшению функциональной деятельности семенников. К подобному выводу о значении гонад в процессе линьки приходят Jaap ([45]) и Greenwood ([41]).

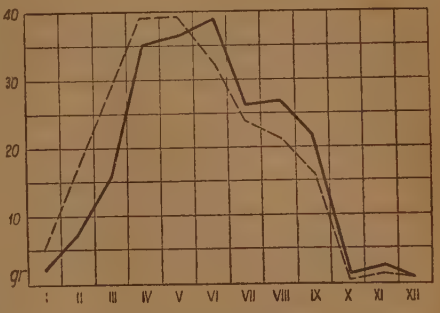
D. Факторы, определяющие половую периодичность

Явление половой периодичности у птиц, анализ которого особенно продвинулся за последние 10 лет, разрабатывается в двух основных направлениях.

С одной стороны, внимание исследователей направилось на решение вопроса о значении внешних факторов, поскольку в течение года они подвержены значительным колебаниям. Совпадение периода половой активности большинства птиц с весенним временем, т. е. с моментом увеличения длительности дня и повышения температуры, привело исследователей к мысли об участии в развитии половых желез в первую очередь этих факторов. С другой стороны, в связи с существованием между отдельными эндокринными железами (в том числе и половой железой) тесной зависимости многие исследователи ориентировали свои работы в этом направлении. Подобная широкая разработка вопроса дала весьма эффективный результат и привела к достаточно ясному представлению о природе этого явления. Rowan ([68–71]) первый показал, что путем увеличения длительности освещения можно вызвать преждевременную активность половых желез у птиц. Длительное содержание в затемненном помещении, напротив, вызывает задержку развития гонад, которые продолжительный срок остаются в депрессивном состоянии [опыты Stieve ([77]) на петухах, Benoit ([16]) на утках]. Более детально вопрос о влиянии света разработан Bissonnette (l. c.), который в ряде наблюдений и экспериментов на *Sturnus vulgaris* исследовал значение интенсивности и длительности освещения и особенности влияния отдельных частей спектра. Постепенно увеличивая длительность освещения в осеннее и зимнее время, Bissonnette удалось добиться полной активации гонад в период покоя. Уменьшение количества света приводит у таких птиц, как и у находящихся в состоянии весенней половой деятельности, к постепенному переходу гонад в депрессивное состояние [эти же данные приводятся в работе Kirschbaum u. Ringoen ([47])]. Путем различных модификаций этого основного опыта

удалось показать, что то или иное состояние семенников обусловливается не абсолютной длительностью ежедневного освещения, а направлением его изменений. При увеличении длительности освещения происходит активация гонад, при уменьшении — инволюция, независимо от того, какая длительность освещения была в начале опытов. Происходящие при этом изменения обратимы, и экспериментально вызванные инволюция или активность могут быть неоднократно повторяемы [см. также Miyazaki ([61])].

Дальнейшие опыты показали, что развитие гонад, происходящее параллельно с увеличением интенсивности освещения, имеет определенный предел, по достижении которого дальнейшее повышение интенсивности не оказывает стимулирующего действия. Это положение в равной степени справедливо и по отношению к длительности воздействия.



Фиг. 6. Влияние температуры на развитие гонад: — контроль; - - - опыт

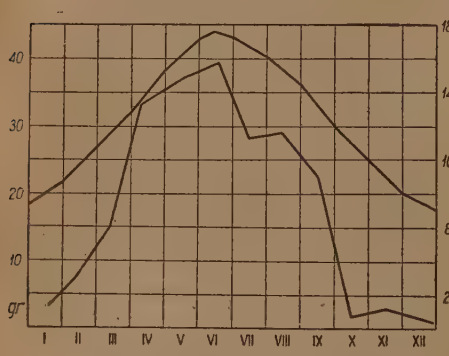
Отдельные части спектра различаются как по силе, так и по характеру действия. В общей форме может быть отмечено, что гонадостимулирующая активность света падает параллельно с уменьшением длины волны. Из испытанных частей спектра наибольшей активностью обладает красный свет, зеленый оказывает слегка тормозящее влияние, проявляющееся еще более отчетливо при действии фиолетового и ультрафиолетового света. Высокая активность красного света, по мнению Bissonnette, стоит в связи с большей проницаемостью тканей лучами этой части спектра.

Значение отдельных частей спектра Bissonnette подчеркивает и в отношении возможной связи между изменениями светового режима и естественной половой периодичностью. Развитие гонад весною стоит, по его мнению, в связи с увеличением дня и преобладанием в весеннем свете красных лучей. Осенний свет более богат ультрафиолетовыми лучами, которые оказывают тормозящее влияние на гонады.

Мы попытались сопоставить изменения половой активности, обнаруженные на нашем матéриале, с сезонными колебаниями длины дня (фиг. 7). Параллелизм кривых подтверждает предположение, что в нормальных условиях развитие и инволюция гонад обусловливаются соответственными изменениями (удлинением или укорочением) длительности ежедневного освещения. Такие же результаты дало подобное сравнение, произведенное Benoit ([18]) и Allender (l. c.), с исследова-

ниями которых мы ознакомились в момент подготовки настоящей статьи к печати. В противоположность этому в Камеруне (Центральная Экваториальная Африка), где весь год световое соотношение примерно одинаково, по наблюдениям Marschall ([58]), местные птицы не имеют половой цикличности и способны спариваться в течение круглого года.

Представляется вероятным, что свет не является единственным фактором, имеющим значение при определении половой цикличности. Увеличение веса семенников весною, идущее параллельно с нарастанием температуры, указывает, в частности, на возможное участие и этого фактора. Наши наблюдения над развитием гонад контрольных и опытных селезней подтверждают это положение. У содержавшихся при постоянной температуре селезней увеличение веса семенников и сперматогенез начинаются раньше и протекают интенсивнее, чем у контрольных. Однако, несмотря на отсутствие снижения температуры в дальнейшем, активность семенников у опытных птиц падает раньше, чем у контрольных. Таким образом, аналогично свету, температура может стимулировать развитие гонад не изменяя, однако, нормальной цикличности (фиг. 6). На основании сопоставления полового цикла воробья с изменением температуры в течение года к аналогичному выводу приходит и Allender ([1]). Эти данные противоречат наблюдениям других исследователей, например Bissonnette, который на основании отсутствия различий в гонадах птиц, находящихся в помещении и на воле, отрицает влияние температуры. Однако, как указывает сам автор, в помещении температура также не была постоянной, а длительное время снижалась до 0°. К отрицательному выводу приходят также Benoit ([12]) на утках и Kirschbaum u. Ringoen (l. c.) на воробьях. Последние авторы основываются на факте начала развития гонад у воробья в момент наиболее низкой температуры (штат Minnesota, USA) и снижения половой активности летом при наиболее высокой температуре. Сопоставляя эти данные с нашими, следует принять, что положительное действие температуры ограничивается весьма узкими пределами и, не имея самостоятельного значения, может лишь способствовать более интенсивному развитию гонад, стимулируемых светом.



Фиг. 7. Изменение длины дня (вверху) и половая периодичность (внизу)

Bissonnette установил еще два существенных момента. Несмотря

на постоянное увеличение длительности освещения, семенники не удается поддержать в состоянии максимума их деятельности более 30 дней. С другой стороны, преждевременная активация половых желез компенсируется более ранним наступлением инволюции, так что общая продолжительность периода активности если и изменяется, то в весьма незначительной степени. Аналогичный эффект в нашем опыте дало температурное воздействие. Это обстоятельство приводит к заключению, что сезонные изменения в развитии половых желез лишь отчасти могут быть объяснены влиянием внешних факторов. В основном они определяются закономерностями, присущими половой железе, и, очевидно, изменениями взаимоотношения между отдельными эндокринными железами. Именно в этой последней плоскости решается вопрос о механизме действия света. При обсуждении результатов своих экспериментов Bissonnette (l. c.) высказал предположение, что влияние света на половые железы осуществляется через гипофиз, который получает соответствующее раздражение нервным путем через глаз. Это предположение в дальнейшем получило экспериментальное подтверждение. Согласно старым данным Lisi ([56]), при ослеплении наступает редукция семенников. Данные Benoit ([11, 13, 17]) вместе с тем показали, что активация гонад светом возможна и у ослепленных животных. Удаление глазного яблока и перерезка зрительного нерва не оказывали значительного тормозящего влияния на световое раздражение. Вместе с тем, покрывая отдельные области тела селезня светонепроницаемой материей, автору удалось уничтожить гонадостимулирующее действие света лишь при изоляции головы. По мнению Benoit, наиболее активные красные лучи способны проникать в толщу тканей и непосредственно действовать на гипофиз [Benoit ([14])]. Однако при выключении глазного яблока и зрительного нерва эффективность этого воздействия несколько ослабляется. Иванова ([44]) в своем исследовании на воробьях возражает против локализованного действия света и, пользуясь методикой Benoit, приходит к выводу, что свет влияет не только через глаз и прилегающие к нему области головы, но может оказывать действие и через поверхность более отдаленных участков тела. Учитывая глубину проникновения красных лучей в ткани, разногласия следует отнести, очевидно, за счет величины использованных объектов. При оценке результатов, полученных последним автором, необходимо учесть ряд существенных методических недочетов в постановке экспериментов (использование птиц различного возраста, суммирование результатов опытов, проведенных в различное время года, и т. д.). Разбираемый вопрос в значительной мере теряет значение, если при активации гонад светом будет доказано участие гипофиза. Предпосылкой к такому предположению служит наличие гонадотропного действия гипофиза, экспериментально доказанное для молодых птиц Scho-

ckaert (72). По данным Benoit (15), при удалении гипофиза (селезни) стимулирующее влияние света, отчетливо обнаруживающееся на контрольных птицах, у опытных животных отсутствует, и у них вскоре наступает полная атрофия гонад. Гипофиз уток, подвергавшихся активизированию светом, при имплантации инфантильным мышам обнаруживает более высокую гонадотропную активность по сравнению с не подвергавшимися воздействию [Benoit (10)]. Следовательно, свет не оказывает изолированного, прямого влияния на половые железы; его действие осуществляется через гипофиз как непосредственно, так и нервным путем через глаз (в большей мере последним путем). Эти данные согласуются с наблюдениями Benoit et Aron (8) и Witschi a. Keck (86), которым удалось в период полового покоя активировать семенники инъекцией экстракта гипофиза. Hill a. Parkes (12) при удалении гипофиза у цыплят констатировали задержку в развитии вторичных половых признаков и семенников. Проводя аналогию между этими изменениями и явлениями, происходящими в период сезонной депрессии гонад, авторы приходят к выводу, что и в естественных условиях последний момент связан с уменьшением или полным отсутствием гонадотропного действия гипофиза.

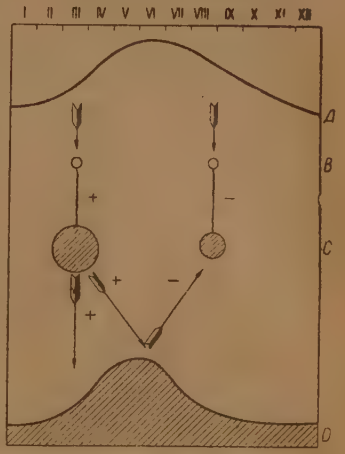
Следовательно, поскольку доказано стимулирующее действие гипофиза на половые железы и возможность активации гипофиза светом, следует предположить, что половая периодичность у птиц связана с изменениями активности гипофиза, которые в свою очередь обусловливаются сезонными колебаниями светового режима. Для млекопитающих подобные заключения сделал Moore (62). Необходимо оговориться, что описанные взаимоотношения не могут быть распространены на все виды птиц и млекопитающих, поскольку у многих форм связь между половой периодичностью и светом отсутствует или модифицируется [Bissonnette (31)].

Факторы, обусловливающие развитие половых желез, а следовательно, имеющие значение и для процесса смены оперения, не исчерпываются рассмотренными. В систему свет → гипофиз → гонады → линька должен быть включен еще один компонент. Необходимость этого может быть мотивирована тесной связью, существующей между гипофизом, гонадами и щитовидной железой. Учитывая решающее значение последней в метаболических процессах и зависимость между общим состоянием организма и состоянием гонад [Stieve (76) и Chirife (34)], необходимо рассмотреть роль и этого фактора. С одной стороны, как показали Aron et Benoit (2), инъекция малых доз тироксина селезню стимулирует развитие гонад. Удаление щитовидной железы [Benoit et Aron (8)], наоборот, вызывает регрессивные изменения в гонадах, которые теряют способность к восстановлению нормальной весенней активности. Гипертиреоидизация при более высоких дозах вызывает аналогичное действие. Следовательно, стиму-

лирующее действие щитовидной железы на гонады ограничивается узкими пределами, за которыми дальнейшее нарастание концентрации тироксина оказывает уже тормозящее влияние.

Опытами гипофизектомии [Mitchell ([60])] и инъекции гипофиза [Larionov, Woitkewitsch u. Nowikow ([51]) и Schockaert ([73])] доказано для птиц его тиреотропное действие, т. е. гипофиз ответственен за функцию не только половой, но и щитовидной железы. Учитывая влияние щитовидной железы на гонады и значение ее гормона в процессе линьки, определенный эффект может дать лишь комплексный анализ этих явлений.

Наблюдения Küchler ([49]), Woitkewitsch u. Nowikow (l. c.), Elterich ([38]), Watzka ([85]) показали, что, подобно гонадам, активность щитовидной железы характеризуется отчетливыми сезонными колебаниями. Можно предположить, что эта периодичность также обусловливается действием гипофиза и что возрастание его гонадотропной и тиреотропной способности не совпадает по времени. Косвенным подтверждением этого предположения могут служить наблюдения Mârza et Blinow ([59]), что в период половой активности передняя доля гипофиза отчетливо гипертрофирована, в то время как щитовидная железа находится в состоянии гипофункции. По мнению Watzka (l. c.), сезонные изменения функции щитовидной железы (у воробья) стоят в связи с температурой. Влияние щитовидной железы на гонады выражается в стимуляции последних при возрастании активности щитовидной железы до определенных пределов, после чего дальнейшее увеличение количества тироксина вызывает в гонадах депрессивные изменения.



Фиг. 8. Механизм половой периодичности (схема): *A* — длина дня, *B* — глаз, *C* — гипофиз, *D* — гонады

В итоге механизм половой периодичности может быть представлен на основе следующей схемы. Увеличение длительности освещения весной усиливает гонадотропную функцию гипофиза, в результате чего гонады активируются. В этот момент щитовидная железа находится в состоянии гипофункции, очевидно, в связи с низким уровнем тиреотропной деятельности гипофиза. Последняя начинает усиливаться при снижении длительности освещения и обусловливает возрастание активности щитовидной железы. Первоначальное стимулирующее действие тироксина на гонады вскоре сменяется тормозящим. Одновременно гонадотропное действие гипофиза в связи с противоположным влиянием полового гормона падает, что приводит к снижению функции гонад (фиг. 8).

Дискуссия

Из рассмотренных экспериментальных данных вытекает, что периодичность смены оперения не может быть целиком объяснена только с точки зрения влияния половых желез. При анализе этого формообразовательного процесса необходимо учитывать не только этот тормозящий фактор, но и условия, вызывающие возникновение процесса. С этой точки зрения для объяснения цикличности линьки имеется ряд возможностей. Поскольку кастрированные птицы линяют в течение всего года, очевидно, что сама перообразующая ткань потенциально способна к постоянной регенерации перьевого покрова. Если допустить, что периодичность смены оперения обусловливается тормозящим влиянием полового гормона, остается неясным, почему длительность процесса смены оперения значительно короче периода депрессивного состояния гонад. Так, линька у уток начинается в июне и кончается в середине октября, тогда как депрессивное состояние гонад (семенники селезня), как это видно из фиг. 2 (стр. 540), продолжается значительно дольше. Объяснение более раннего окончания линьки влиянием факторов внешней среды исключается, опять-таки в связи с перманентной линькой кастратов.

Остаются следующие возможности:

Периодичность процесса смены оперения обусловливается сезонными изменениями реагирующей способности ткани на половой гормон, благодаря чему, несмотря на низкую половую активность в период линьки и после нее, смена оперения происходит лишь в тот период, когда чувствительность перьевых сосочков к действию полового гормона специфически снижается (его тормозящее влияние в это время не может сказаться). Подобная концепция сталкивается с существенными затруднениями. Допущение сезонной изменчивости реагирующей способности перообразующей ткани основывается лишь на предположениях, поскольку отсутствуют экспериментальные данные, хотя бы косвенно его подтверждающие. Напротив, существует целый ряд указаний, что процесс смены оперения обусловливается внешними по отношению к перообразующей ткани, локализованными в организме, факторами, в отсутствие которых регенерация оперения не происходит, что лишает основания точку зрения о периферической локализации этих факторов.

В многочисленных экспериментах по тиреоидизации птиц [Križenecky ([48])] установлено, что при введении в организм избыточных количеств гормона щитовидной железы происходит интенсивная линька. Экстраполяция этого феномена на нормальный процесс затрудняется в связи с невозможностью проведения полного параллелизма между искусственной гиперфункцией и нормальной функциональной деятельностью железы в организме. Однако эти наблюдения,

послужившие стимулом к дальнейшему анализу связи между щитовидной железой и естественной линькой, позволяют все-таки предположить наличие прямой зависимости между возникновением линьки и активностью собственной щитовидной железы. Действительно, Benazzi (6) на курах, Войткевич (87) на голубях и Gasca (39) на утках показали, что период развития ювенального оперения совпадает со значительным повышением активности щитовидной железы. В отсутствие последней [Lektorsky u. Kusmina (54)] у цыплят наблюдается лишь весьма замедленный рост перьев, сосочки которых были активированы до операции. Аналогичные наблюдения имеются и в отношении смены оперения взрослых птиц. Так, Küchler (l. c.), исследуя изменения щитовидной железы у различных представителей отряда *Passeres*, намечает три фазы в ее состоянии: фаза секреции, характеризующаяся накоплением коллоида, увеличением фолликулов и уплощением эпителия, фаза покоя и фаза резорбции, во время которой происходит уменьшение количества коллоида и повышение высоты эпителия. Один из периодов резорбции совпадает по времени с процессом смены оперения, и наступление последнего, следовательно, связано с повышением активности щитовидной железы. К аналогичным заключениям пришли также Elterich (l. c.) и Woitkewitsch u. Nowikow (l. c.), исследовавшие сезонные изменения эндокринных желез и линьку у голубей и воробьев; они согласно указывают, что во время линьки щитовидная железа находится в состоянии гиперфункции. Сравнение состояния щитовидной железы не линявших, линяющих и перелинявших кур, произведенное Larionov (l. c.), дало тот же результат. При удалении щитовидной железы линька кур или совсем не происходит, или она значительно тормозится [Crew (35)]. При тиреоидектомии селезня (в возрасте 15 дней) смена ювенального оперения на дефинитивное резко задерживается (неопубликованные данные Лекторского). Дальнейшим подтверждением формообразовательного значения щитовидной железы при регенерации оперения служат данные Kuhn (50). При кормлении голубей пищей, лишенной витамина B, рост перьев прекращается; введение в рацион дрожжей восстанавливает этот процесс, и часть пера, которая не успела сформироваться к началу опыта, доразвивается. При одновременном с дрожжами прибавлении щитовидной железы образуется новая перьевая индивидуальность.

Приведенные данные с полной очевидностью свидетельствуют, что щитовидная железа является фактором, необходимым при возникновении способности перообразующей ткани к регенерации. В результате кастрации, устраняющей тормозящее действие гонад, эта способность реализуется постоянно. Удаление щитовидной железы сопровождается ее исчезновением. Таким образом явление периодической смены оперения может быть понято лишь с учетом всех

факторов, рассмотренных в настоящем исследовании. Попытка изолированного рассмотрения значения, в частности, только щитовидной или только половых желез не может считаться исчерпывающей. Возникновение линьки и ее периодичность обусловливаются сезонными изменениями в соотношении щитовидной и половых желез, связанными с колебаниями в активности гипофиза, которая в свою очередь зависит от внешних факторов. В связи с антагонистическим действием указанных желез на перообразующую ткань, начало линьки определяется изменением их взаимоотношений в сторону преобладания положительного влияния щитовидной железы. В определенное время активность последней, очевидно, в силу противоположного влияния тироксина на гипофиз, снижается, благодаря чему половой гормон снова оказывается способным проявить свое тормозящее действие. Поскольку рост перьев в меньшей степени зависит от щитовидной железы, указанные взаимоотношения имеют меньшее значение при дальнейшем течении линьки, особенно на ее последних стадиях, в связи с чем этот процесс у отдельных видов птиц характеризуется большим постоянством.

На основе приведенной схемы остается обсудить еще ряд моментов, связанных с анализом факторов линьки. Реагирующая способность перообразующей ткани на гормональные воздействия, как показывают соответствующие опыты, подвержена значительным видовым колебаниям [Штрайх и Светозаров ([80])]. Очевидно, наблюдающиеся у отдельных видов птиц модификации в характере естественной линьки могут иметь место при сохранении одного и того же уровня гормональной активности. С этой точки зрения, повидимому, следует объяснить данные Danforth a. Foster ([36]), которые при гетеротрансплантации у кур с различной скоростью оперения (леггорн, род-айланд и др.) обнаружили независимость в этом отношении трансплантата от нового хозяина. Аналогичные рассуждения могут быть применены и к данным Ларионова (l. c.) по тиреоидизации кур различной продуктивности. Интенсивно линяющие высокопродуктивные куры реагируют на введение тироксина более эффективно, чем низкопродуктивные, имеющие замедленную нормальную линьку. Степень продуктивности и скорость линьки являются генетически обусловленными конституциональными признаками, в связи с чем нормально имеющие место различия в характере линьки проявляются и при вызывании искусственной смены оперения. Дальнейшим подтверждением гормональной обусловленности линьки могут служить наблюдения Mitchell ([60]) над гипофизектомированными цыплятами. В результате операции имели место дегенеративные изменения в щитовидной и половой железах и замедление процесса смены оперения. Этот результат полностью согласуется с нашей схемой и одновременно служит доказательством необходимости учета взаимоотношения всех факторов линьки. В част-

ности, отсутствие реакции перообразующей ткани при стимуляции щитовидной железы с помощью вещества передней доли гипофиза может стоять в связи с активацией половых желез опытных животных. Как показано Schockaert (l. c.), действие целой передней доли гипофиза вызывает активацию как щитовидной, так и половых желез.

С этой точки зрения изолированная стимуляция тиреотропным веществом только щитовидной железы без соответственного изменения гонад (в направлении их угнетения) не обязательно должна сопровождаться линькой. Вызвать реакцию перообразующей ткани можно, очевидно, лишь действием на всю систему в целом, создавая полностью те соотношения, которые имеют место при возникновении естественного цикла линьки. Действительно, Beebe [цит. по Stresemann ([82])] удалось затормозить наступление линьки содержанием птиц в темном помещении с равномерной температурой. Поскольку активация гипофиза происходит лишь при определенном световом раздражении, может быть приведена аналогия между этим случаем и последствием частичной гипофизектомии. Наоборот, при преждевременной активации деятельности гонад светом и последующем раннем снижении их активности линька птиц происходит раньше, чем в норме (Miyazaki, l. c.).

Выводы

1. Задача исследования заключалась в установлении локализации факторов, ответственных за возникновение способности перообразующей ткани к регенерации, и в выяснении механизма процесса естественной линьки.

2. Явление перманентной линьки, имеющей место у кастрированных птиц, независимо от внешних условий, свидетельствует об отсутствии прямого участия факторов внешней среды в определении этого процесса.

3. Способность к периодической регенерации не зависит от особенностей самой перообразующей ткани, а обусловлена гормонально, на основе сезонных колебаний в соотношении активности щитовидной и половой желез.

4. Наступление и дальнейшее течение линьки определяется повышением в этот период активности щитовидной железы, гормон которой необходим для возникновения способности перообразующей ткани к регенерации, и снижением деятельности половых желез, гормон которых обладает способностью тормозить процесс.

5. Сезонные колебания активности щитовидной и половой желез направлены противоположно и обусловливаются тиреотропной и гонадотропной функцией гипофиза, контролируемой, с одной стороны, реципрокным влиянием гормонов этих желез, и с другой — влиянием факторов внешней среды, главным образом света.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Allender Ch., Seasonal gonadal cycle of the English sparrow (Passer domesticus L.), Ecology, 17, 1936.

[2] Aron M. et Benoit J., Sur le conditionnement du développement testiculaire chez les oiseaux: role de la thyroïde, CR. Soc. Biol. Paris, 116, 1934.

[3] Athias M., Les effects de la castration chez le dindon, Ibidem, 100, 1928.

[4] Beebe C. W., Preliminary report on an investigation of the seasonal changes of color in birds, Amer. Natur., 43, 1908.

[5] Belsky N. W., Der Einfluss der Kastration auf den Wachstumsprozess und Wechsel des Gefieders bei Vögeln, Biol. Zbl., 55, 1935.

[6] Benazzi M., Contributo alla istofisiologia della ghiandola tiroide, Arch. ital. Anat., 27, 1929.

[7] Benoit J., Action de la castration sur le plumage chez le coq domestique. CR. Soc. Biol. Paris, 90, 1924.

[8] Benoit J. et Aron M., Sur le conditionnement hormonique du développement testiculaire chez les oiseaux. Injections d'extrait préhypophysaire chez le canard, Ibidem, 116, 1934.

[9] Benoit J. et Aron M., Sur le conditionnement hormonique du développement testiculaire chez les oiseaux. Resultats de la thyroïdectomie chez le canard, Ibidem, 116, 1934.

[10] Benoit J., Rôle de l'hypophyse dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le canard, Ibidem, 118, 1935.

[11] Benoit J., Rôle des yeux dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le canard, Ibidem, 118, 1935.

[12] Benoit J., Stimulation du développement testiculaire par l'eclairement artificiel, Ibidem, 118, 1935.

[13] Benoit J., Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez des canards aveugles par section du nerf optique, Ibidem, 120, 1935.

[14] Benoit J., Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez des canards aveugles par enucleation des globes oculaires, Ibidem, 120, 1935.

[15] Benoit J., Hypophysectomie et eclairement chez le canard male, Ibidem, 120, 1935.

[16] Benoit J., Influence de la lumière naturelle sur la testiculaire chez le canard au cours de la reprise sexuelle saisonnier, Ibidem, 120, 1935.

[17] Benoit J., Nouvelles experiences relatives a la stimulation par la lumière du développement testiculaire chez le canard, CR. Acad. Sci. Paris, 201, 1935.

[18] Benoit J., Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. I. Stimulation par la lumière de l'activité sexuelle chez le canard et la cane domestiques, Bull. Biol. France Belg., 7, 1936.

[19] Bissonnette Th. H. a. Chapnick M., Studies on the sexual cycle in birds. II. Amer. Journ. Anat., 45, 1930.

[20] Bissonnette Th. H., Studies on the sexual cycle in birds. V. Effects of light of different intensities upon the testis activity of the European starling, Physiol. Zoöl., 4, 1931.

[21] Bissonnette Th. H. a. Wadlung, Spermatogenesis in Sturnus vulgaris: Refractory period and acceleration in relation to wave length a rate of increase of light ration, Journ. Morph. Physiol., 52, 1931.

[22] Bissonnette Th. H., Studies on the sexual cycle in birds. IV. Experimental modification of the sexual cycle in males of the European starling, Journ. exp. Zoöl., 58, 1931.

[23] Bissonnette Th. H., Duration of testis activity of Sturnus vulgaris in relation to type of illumination, Journ. exp. Biol., 9, 1932.

[24] Bissonnette Th. H., Possible relation of age at sexual maturity in birds to daily period, intensity and wave length of light, Science, (N. S.) 1932.
[25] Bissonnette Th. H., Studies on the sexual cycle in birds. VI. Effects of white, green and red lights of equal luminous intensity on the testis activity of the Sturnus vulgaris, Physiol. Zoöl., 5, 1932.
[26] Bissonnette Th. H., Light and diet as factors in relation to sexual periodicity, Nature, London, 129, 1932.
[27] Bissonnette Th. H., Light or exercise as factors in sexual periodicity in birds? Science, 76, 1932.
[28] Bissonnette Th. H., Inhibition of the stimulating effect of red light on testis activity in Sturnus vulgaris, Biol. Bull., 65, 1933.
[29] Bissonnette Th. H., Testis activity in Sturnus vulgaris in relation to artifical sunlight and to electric lights of equal hent and luminous intensities, Bird Banding, 4, 1933.
[30] Bissonnette Th. H., Light and sexual cycles in Starlings and Ferrets, Quart, Review Biol., 8, 1933.
[31] Bissonnette Th. H., Sexual photoperiodicity, Journ. Hered., 27, 1936.
[32] Caridroit F. et Régnier V., Mue et castration du canard de Rouen, CR. Soc. Biol. Paris, 105, 1930.
[33] Cavazza F., Alcuni fatti particolari esservati in esperimente di gonadectomia in Anas boschas L. e alcune riflescioni sul dimorfismo sessuale del piumaggio, Boll. Zool., 2, 1931.
[34] Chirife A., Effetti dell'inanizone grave e prolongata sui caratteri e funzioni sessuali del gallo. Nota prelim., Boll. Soc. Ital. Biol. sper., 6, 1931.
[35] Crew F. A. E., A note on a case of peculiar surgical emphysema in the fowl, Veter. Journ., 39, 1926.
[35a] Crew F. A. E., Die Wirkungen der Schilddrüsenektomie am hennengefiederten Hahn, Arch. Geflügelkde, 1, 1927.
[36] Danforth C. H. a. Foster F., Skin transplantation as a means of studying genetic and endocrine factors in the fowl, Journ. exper. Zoöl., 52, 1929.
[37] Disselhorst R., Gewicht und Volumszunahme der männlichen Keimdrüsen bei Vögeln und Säugern in der Paarungszeit, Anat. Anz., 32, 1908.
[38] Elterich Ch. F., Über zyklische Veränderungen der Schilddrüse in den einzelnen Geschlechtsphasen der Taube, Endokrinol., 18, 1936.
[39] Gasca L., Ricerche sulla istofisiologia della ghiandola tiroide di Anas domestica, Arch. Ital. Anat. Embriol., 30, 1932.
[40] Goodale H. D., Gonadectomy in relation to the secondary sex characters in some domestic birds, Carnegie Inst. Wash. Publ. Zool., Nr. 243, 1916.
[41] Greenwood A. W., Physiologie der Mauser beim Huhn. Wiss. Ber. VI. Weltgeflügelkongr., 1936.
[42] Hill R. a. Parkes A., Hypophysectomy of birds. III. Effects on gonads, accessory organs and head furnishings, Poc. Roy Soc. London, 116, 1934.
[43] Horowitz R., Über morphologische Folgen der Kastration bei Hähnen, Biol. gener., 10, 1934.
[44] Иванова С. И., Изучение механизма действия света на семенник птиц (Passer domesticus), Биол. журнал, 4, 1935.
[45] Jaap R. G., Testis enlargement and thyroid administration in ducks, Poultry Sci., 5, 1933.
[46] Keck W. N., The control of the secondary sex characters in the English sparrow (Passer domesticus L.), Journ. exp. Zoöl., 67, 1934.
[47] Kirschbaum A. a. Ringoen A. R., Seasonal sexual activity and its experimental modification on the male sparrow, Anat. Rec., 64, 1936.

[48] Križenecky J., Einfluss der inneren Secretion bei landwirtschaftlichen Nutztieren, E. Mangold's Handb. d. Ernähr. u. Stoffwechs. landwirt. Nutztieren, IV, 1932.
[49] Küchler W., Jahreszyklische Veränderungen im histologischen Bau der Vogelschilddrüse, Journ. Ornithol., 83, 1935.
[50] Kuhn O., Über die Mauserreaktion der Vögel nach Schilddrüsenfütterung, Züchtungskde, 4, 1929.
[51] Larionov W. Th., Woitkewitsch A. A. u. Nowikow B. G., Der Einfluss der Hypophyse auf die Schilddrüse bei Tauben, Ztschr. vgl. Physiol., 14, 1931.
[52] Ларионов В. Ф., Естественная линька и ее связь с яйценоскостью, Труды НИИП, 1, 1933.
[53] Larionov W. Th., Zur Frage der Bedeutung des Schilddrüsenhormons beim Federwechselprozess, Biol. gener., 12, 1936.
[54] Lektorsky I. N. u. Kusmina N. A., Die Rolle der Schilddrüse im Prozess der Gefiederentwicklung bei den Hühnerkücken, Biol. Zbl., 55, 1935.
[55] Leuckart R., In: R. Wagner's Hdbuch d. Physiol., IV, 1853.
[56] Lisi L., Effetti tardivi dell'acucamento sperimentale sulle ghiandoli genitali maschili degli ucelli, Endocrinologia, 3, 1928.
[57] Marble D. R., The molting factor in judging fowls for egg production, Bull. Corvell. Univ. Agr. Exp. Stat., Nr. 503.
[58] Marschall F. H. A., Lights as a factors in sexual periodicity, Nature, London, 1932.
[59] Mârza V. D. et Blinow A. V., Modifications histologiques de l'hypophyse et de la thyroïde pendant l'ovulation, Bull. Sect. Endocrin. Soc. Roum. Neur., 2, 1936.
[60] Mitchell J. B., Experimental studies of the birds hypophysis. Effects of hypophysectomy in the Brown Leghorn fowl, Physiol. Zoöl., 2, 1929.
[61] Miyazaki H., On the relation of the daily period to the sexual maturity an the moulting of Zosterops palpebrosa japonica, Sci. Rep. Tohoku Univ., 4, 1935.
[62] Moore C. R., Hormons in relation to reproduction, Amer. Journ. Obstetr., 29, 1935.
[63] Новиков Б. Г., Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц (Passeres), IV. Труды ИЭМ, 5, 1936.
[64] Pézard A., Le determinisme des caractèrs sexuels secondaires chez les Gallinacés, Rev. gén. Sci., 36, 1925.
[65] Pézard A., Sand K. et Caridroit F., Hormones sexuelles et gynandromorphisme, Arch. Biol., 36, 1926.
[66] Poll H., Mischlingsstudien. V. Vorsamenbildung bei Mischlingen, Arch. mikr. Anat., 77, 1911.
[67] Riddle O., Studies on the physiology of reproduction in birds. XX. Reciprocal size changes of gonads and thyroids in relation to season in pigeon, Amer. Journ. Physiol., 73, 1925.
[68] Rowan W. M., Relation of light to birds migration and developmental changes, Nature, 115, 1925.
[69] Rowan W. M., Migration and reproductive rythm in birds, Ibidem, 119, 1927.
[70] Rowan W. M., Reproductive rythm in birds, Ibidem, 122, 1928.
[71] Rowan W. M., Experiments in bird migration. I. Manipulation of the reproductive cycle; seasonal histological changes in the gonads, Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 39 1929.
[72] Schockaert J. A., Response of the male genital system of the immature domestic duck to injections of anterior pituitary substances, Anat. Rec., 50, 1931.
[73] Schockaert J. A., Enlargement and hyperplasia of the thyroids in the young duck from the injection of anterior pituitary, Amer. Journ. Anat., 49, 1932.
[74] Schöneberg K., Die Samenbildung bei Enten, Arch. mikr. Anat., 83, 1913.

[75] Stieve H., Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle, Arch. Entw.-Mech., 45, 1919.
[76] Stieve H., Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. I. Mastversuche an männlichen Gänsen, Ibidem, 52, 1922.
[77] Stieve H., Untersuchungen über die Wechselwirkungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. II. Zschr. mikr.-anat. Forsch., 5, 1926.
[78] Штрайх Г. и Светозаров Е., Естественная линька водоплавающей птицы. I. Линька гусей, Труды НИИП, 2, 1935.
[79] Штрайх Г. и Светозаров Е., Естественная линька водоплавающей птицы. II. Линька уток, Ibidem, 2, 1935.
[80] Штрайх Г. и Светозаров Е., Морфогенная роль щитовидной железы в перообразовательном процессе, Докл. Академии Наук, 14, 1937.
[81] Streich G. u. Swetosarow E., Die Mauser einiger Arten der Entenvögel, Zool. Jahrb., Abt. System. u. Oekol., 59, 1937.
[82] Stresemann E., Aves. Kückenthal-Krumbach's Handb. d. Zool., Bd. 7, II. Hälfte, 1927—1933.
[83] Tannenberg, Spicilegium observatorum circa partes genitales masculas avium, Göttingen, 1799, цит. по Stieve (75).
[84] Verwey J., Geschlechtsreife und Prachtkleid der Vögel, Journ. Ornithol., 78, 1930.
[85] Watzka M., Physiologische Veränderungen der Schilddrüse, Ztschr. mikr.-anat. Forsch., 36, 1934.
[86] Witschi E. a. Keck W., Differential effect of some gonadotropic substances on development of cyclical sex characters in the English sparrow, Proc. Soc. exp. Biol. Med., 32, 1935.
[87] Войткевич А. А., Состояние эндокринного аппарата в процессе развития оперения, Труды ИЭМ, 2, 1934.
[88] Woitkewitsch A. A. u. Nowikow B. G., Die jahreszeitlichen Veränderungen einiger endokriner Organe und die Mauser bei Passer domesticus L., Biol. Zbl., 56, 1936.
[89] Завадовский М., Пол и развитие его признаков, Москва, 1922.

G. STREICH und E. SWETOSAROW. FAKTOREN, WELCHE DEN GEFIEDERWECHSEL BESTIMMEN

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Aufgabe dieser Untersuchung bestand in der Feststellung der Lokalisation der Faktoren, welche für die Entstehung der Fähigkeit der federbildenden Gewebe zur Regeneration verantwortlich sind und in der Aufklärung des Mechanismus des natürlichen Mauserprozesses.

2. Die Erscheinung der permanenten Mauser, welche bei den kastrierten Vögeln unabhängig von den äusseren Einflüssen stattfindet, zeugt von der Abwesenheit eines direkten Einflusses der Faktoren des äusseren Milieus bei der Bestimmung dieses Prozesses.

3. Die Fähigkeit zur periodischen Regeneration hängt nicht von den Eigenheiten des federbildenden Gewebes selbst ab, sondern ist humoral bedingt auf Grund der jahreszeitlichen Schwankungen in den Beziehungen der Aktivität der Schilddrüse und der Geschlechtsdrüsen.

4. Das Auftreten und der weitere Verlauf der Mauser wird durch die erhöhte Aktivität der Schilddrüse in dieser Periode bestimmt, deren Hormon für die Entstehung der Fähigkeit der federbildenden Gewebe zur Regeneration unerlässlich ist und durch die verminderte Tätigkeit der Geschlechtsdrüsen, deren Hormon die Fähigkeit besitzt, diesen Prozess zu hemmen.

5. Die jahreszeitlichen Schwankungen in der Aktivität der Schilddrüse und der Geschlechtsdrüsen stehen im Gegensatz zueinander und werden durch die thyreotrope und gonadotrope Funktion der Hypophyse bestimmt, welche einerseits von dem reziproken Einfluss der Hormone dieser Drüsen und andererseits von dem Einfluss der Faktoren der Umwelt, hauptsächlich dem Licht, abhängt.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Т. Т. ДЕМИДЕНКО и Р. А. БАРИНОВА

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА УСТОЙЧИВОСТЬ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ К ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХЕ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Изучение влияния повышенных доз чилийской селитры, хлористого калия и суперфосфата, на фоне полного минерального удобрения, при временном недостаточном водоснабжении показало, что увеличенные дозы селитры при почвенной засухе оказывают положительное влияние на урожай сахарной свеклы, сохраняя его значительно более высоким, чем при равном соотношении питательных элементов, вносимых в почву в виде удобрений.

Повышенные дозы хлористого калия оказались вредными в тех же условиях, снижая урожай больше, чем по контролю.

Исследование физико-химических свойств клеточного сока растения позволяет сделать вывод, что то или иное влияние удобрений при засухе связано с их физиологическими и биохимическими свойствами, сообщающими коллоидальной системе растения различную степень дисперсности и различное строение мицелл.

В связи с задачей получения максимальных урожаев изучение вопроса о влиянии удобрений на способность растений переносить недостаток почвенной влаги приобретает особо актуальное значение.

Воронежская область получает в виде осадков ограниченное количество почвенной влаги.

Для получения максимальных урожаев соответствующая сельскохозяйственная культура должна быть обеспечена, помимо питательных элементов в виде удобрения, еще и достаточным количеством влаги.

Изменение внешней среды, в которой находится растение с начала развития, должно вызвать изменения в самом растении, т. е. тех биохимических процессов, которые протекают в нем при нормальной жизнедеятельности.

Условием получения высоких урожаев является полное обеспечение растений зольными элементами путем внесения тех или иных удобрений. Однако влияние последних на изменение свойств засухо-

устойчивости определенных культур и влияние удобрений при недостатке влаги в почве — вопрос еще совершенно не изученный.

Сахарная свекла — растение в высокой степени засухоустойчивое; однако недостаток влаги в почве вызывает снижение урожая ее, поэтому изучение внешних условий и отыскание факторов, при которых недостаточное водоснабжение могло бы иметь наименьшее отрицательное влияние — задача, непосредственно связанная с проблемой повышения урожайности всеми доступными средствами.

Основной задачей настоящей работы было выявить, какие из удобрений, постоянно вносимых под свеклу, при влиянии недостаточного водоснабжения могут удержать урожай на определенной высоте.

Вместе с тем важно было выяснить физиологические компоненты растения, являющиеся основными показателями в качестве факторов засухоустойчивости.

Попутно, по схеме закладки опыта, мы получали материал, характеризующий влияние видов и доз удобрений на величину урожая и качественный состав свеклы.

Вопросы физиологического значения отдельных зольных элементов не могут еще считаться окончательно решенными, но на основании большого ряда исследований выявляется следующая картина:

Азот, являясь составной частью белка, идет в растении на построение плазмы, поэтому недостаток азота, даже в черноземной почве, снижает урожай как надземной, так и подземной массы.

Внесение азотных удобрений усиливает развитие вегетативной массы тем сильнее, чем больше внесено его в почву, но задерживает созревание тем дольше, чем большая доза его внесена.

По данным Ротамстедской опытной станции, свекла, высеянная по различным дозам азотных удобрений, имеет различную зрелость, а при повышенных дозах азота происходит снижение урожая корня, что Рёссель ([27]) объясняет запаздыванием развития и указывает, что при удлинении вегетационного периода по повышенным дозам азота получается более высокий урожай.

Грегори ([37]), работая с ячменем, доказал, что под влиянием азота увеличивается только площадь листа, но не его ассимиляционная способность, тогда как калий и фосфор повышают ассимиляционную способность листа (по Рёсселю), однако Гасснер ([4]), изучая процессы ассимиляции, транспирации и содержание хлорофила в листьях пшеницы и ржи, в зависимости от условий освещения и питания азотом и калием, установил повышение ассимиляции с возрастанием дозы азота в питательной среде.

Фосфор оказывает положительное влияние прежде всего на развитие корневой системы; Лооз наблюдал, что фосфор «вызывает усиленное развитие подземного собирательного аппарата растений,

в особенности боковых и мочковых корней, распространяющихся целой сетью на значительное расстояние вокруг растений» (цит. по Рёсселю).

При недостатке фосфора корень развивается слабо, следовательно, слабее могут быть мобилизованы зольные питательные элементы почвы, а все это вызывает снижение развития и листовой массы. К таким же выводам приходит и В. И. Сазанов ([30]).

Фосфор идет в растении на построение сложных белков-протеидов, служащих структурным материалом для построения ядра и хромосом, поэтому отмечено, что фосфор оказывает положительное влияние на митотическое деление клеток. Лёв ([13]) нашел, что углеводы и альбумины образуются и без фосфора, но деления клеток не происходит, внесение же фосфора и калия вызывало энергичное деление клеток. Шпенглер ([33]) указывает, что P_2O_5 необходим для образования сахара из компонентов фруктозы и глюкозы. Садиков ([28]) говорит о том, что фосфотаза способствует конденсации моносахаров в сахарозу.

Опарин и Курсанов ([24]) наблюдали, что прибавление монофосфата кальция к смеси глюкозы и фруктозы способствует образованию полисахаридов.

Калий положительно влияет на транспорт углеводов из листьев во вместилища запасов и тем повышает энергию ассимиляции, общее здоровье и крепость растений. При недостатке К растения начинают страдать, листья рано отмирают, стебель становится слабым, так что не может держаться. Рёссель ([27]) предполагает, что это объясняется тургором, однако указывает, что мисс Парвис наблюдала и анатомические различия.

На основании огромного материала Рёссель делает вывод, что «растения, выращенные при недостатке К, первыми реагируют на неблагоприятные условия» как физиологического, так и фитопатологического характера.

По данным Ротамстедской станции, К увеличивал устойчивость пшеницы в плохие годы. Однако следует отметить, что в условиях Англии «плохими» считаются годы с избытком осадков и связанным с ним снижением солнечной инсоляции.

Рёссель указывает, что, «повидимому, в удобрении является важным отношение N и K; внесение лишнего азота в опытах Бьюли повело к усилению заболеваемости растений, а в опытах Уоллеса увеличило размеры листьев, но вызвало также и свертывание их, являющееся характерным при голодании калием». Далее, он указывает, что калий влияет на усвоение азота и фосфора растением, усиливая его; он приводит таблицу, которая позволяет сделать вывод, что соли фосфора и калия препятствуют вымыванию азота из почвы с одной стороны, а с другой — они способствуют поступле-

нию и потреблению азота, они служат «иммобилизатором» нитратов. Гасснер также приходит к выводу, что калий оказывает преимущественное влияние на азотистый обмен.

По наблюдениям Шпенглера ([33]), большие дозы азота, повышая урожай, создают затруднения при переработке его как при диффузии, так и в последующих стадиях.

Влияние калийных удобрений, по его наблюдениям, оказалось аналогичным влиянию азотных удобрений.

Фосфатные удобрения действуют положительно на качество свеклы.

Он указывает, что по фосфорно-кислым удобрениям получается большая щелочность сока, а большее содержание солей натрия и калия способствует осаждению кальция, что улучшает качество при переработке.

Энгельс ([35]), рассматривая влияние удобрений на урожай сахарной свеклы, указывает на исключительную потребность ее в калийных удобрениях и считает, что нет основания бояться избытка калийных солей. Относительно фосфорно-кислых удобрений он указывает, что фосфаты необходимы свекле главным образом в первый период развития.

Известкование Энгельс рассматривает с точки зрения улучшения свойств почвы и создания определенной кислотности ее. Опытами найдено, что наилучшее развитие сахарной свеклы происходит при pH = 7.5; с подщелачиванием почвы улучшается до известного предела качество свеклы. Слишком кислая и слишком щелочная реакции действуют отрицательно.

Эти агрохимические опыты, направленные к выяснению хозяйственного эффекта от внесения тех или иных удобрений, интересуют нас с точки зрения влияния на состав свеклы и накопление защитных элементов против вредного влияния недостаточного водоснабжения. Гасснер, изучая влияние азота и калия при различном усвоении, приходит к выводу, что увеличенные дозы азота повышают ассимиляцию при ярком освещении, а калий — в условиях противоположных.

Ранние исследования в области засухоустойчивости были направлены на изучение транспирационных коэффициентов, так как логика приводила к мысли, что наиболее засухоустойчивыми должны быть растения, экономно расходующие воду на создание единицы урожая, т. е. обладающие низким коэффициентом транспирации.

Накопление экспериментального материала и развитие теоретической мысли привели к необходимости искать причины засухоустойчивости «во внутренних факторах» самого растения.

Ньютон и Гортнер ([22]) одним из факторов засухоустойчивости признают накопление гидрофильных коллоидов в плазме. Ньютон ([20, 21])

видит причину различной водоудерживающей способности растительной ткани в количестве коллоидов, которое повышается со степенью морозостойкости, а также и с закаливанием. Определяя водоудерживающую способность коллоидов в выжатом соке, доказательство их значения в связывании воды он видит в том, что различия в количестве выдавливаемого сока наблюдались только у живых растений, при умерщвлении же тканей это различие сглаживалось [Гортнер (6)].

Чейндлер (32), Окерман (23), Максимов (16), Ильин (8) и др. считают фактором засухоустойчивости повышение осмотического давления клеточного сока, которое поддерживается сахарами, препятствуя отдаче воды клетками и их иссушению.

Подходя к вопросу засухоустойчивости с той или иной точкой зрения, изменяя факторы внешней среды, мы вправе ожидать изменения и внутренних факторов растения.

Изменяемыми факторами внешней среды в наших опытах являются различные дозы чилийской селитры, суперфосфата, хлористого калия и мела, вносимых в почву, на которые накладывается недостаточное водоснабжение, произвольно регулируемое.

По исследованиям в области биохимии анионы и катионы солей влияют на коллоидные системы, изменяя их дисперсионные свойства в том или ином направлении.

Лёб (12) целиком придерживается правила валентности и считает, что химическая природа самого элемента значения не имеет, подвергая сомнению существование лиотропии.

Однако Гофмейстер, который впервые обнаружил и исследовал явление лиотропии, выяснил действие различных ионов одинаковой валентности на белковые системы и расположил в ряды (лиотропные), в которых последовательность интересующих нас ионов следующая:

$$\text{анионы: } Cl' > NO_3',$$
$$\text{катионы: } Na' > K' > Ca''$$

с наибольшими дисперсионными свойствами на концах Cl и Na. Но в этом ряду мы не находим всех действующих в нашем опыте анионов. Поэтому, воспользовавшись правилом валентности, попытаемся дополнить его недостающими анионами. Тогда анионный ряд примет следующий вид:

$$Cl' > NO_3' > CO_3'' > PO_4'''.$$

По технике постановки опыта мы могли выявить влияние не каждого отдельного иона, а в парных комбинациях: Na и NO_3',

$$K' \text{ и } Cl', \; Ca'' \text{ и } HPO_4'' \text{ или } PO_4''' \text{ и } Ca'' \text{ и } CO_3'',$$

и, сопоставляя места их в рядах Гофмейстера, мы могли ориентировочно, в качестве рабочей гипотезы, определить влияние данных

солей на коллоидальную систему растения, вязкость, поверхностное натяжение и другие физико-химические свойства клеточного сока.

По Фрейндлиху, лиотропные ряды соответствуют степени гидратации ионов, т. е. дисперсионные свойства, сообщаемые данным ионом коллоиду, соответствуют степени гидратации последнего, и поэтому мы вправе ожидать, что ионы Na', K', Cl' и NO_3' будут увеличивать степень дисперсности коллоидов, растворенных в клеточном соке, увеличивая активную поверхность их и повышая водное богатство клетки.

Степень поступления того или иного иона находится в некоторой зависимости от наличия его в питательной среде. Об этом говорит ряд данных анализов минерального состава растений, выросших по различному минеральному фону. В частности, можно указать на работу Аболиной ([1]), исследовавшей влияние соотношений Ca, K и Mg и минеральный состав овса в зависимости от количества солей в почве. Поэтому, внося увеличенные дозы того или иного удобрения в почву, мы вправе ожидать влияния его не только на величину урожая, но также и на физико-химические свойства клетки.

Влияние солей $NaNO_3$ и KCl должно быть близким, так как анионы и катионы их занимают первые места в ряду Гофмейстера, однако литературные данные в отношении влияния этих ионов на дисперсионные свойства коллоидов не отличаются однообразием.

Паули ([25]) находит, что все 4 иона, Na', K', Cl' и NO_3, снижают способность к осаждению коллоидов, но нитратам и хлоридам Na он отводит первое место в отношении гидратационных свойств в сравнении с теми же солями K. Этот автор находит, что основанием для этого является величина иона, так как «уменьшение размеров иона сопровождается усилением поля вокруг иона, вызывающим рост гидратации».

Влияние соли представляет собой алгебраическую сумму влияния обоих ионов, причем он же отмечает, что один из ионов может оказывать коагулирующее, а другой — диспергирующее влияние. Из приведенной Паули таблицы (стр. 145) $NaNO_3$ следует считать обладающим несколько большими коагулирующими свойствами, чем KCl, хотя бы потому, что замещение иона Na' ионом K' не вызывает желирования яичного альбумина в концентрации, при котором $NaNO_3$ вызывает выпадение студня.

Итак, по Паули, ион Cl' обладает бо́льшими дисперсионными свойствами, чем NO_3, ион K' — меньшими, чем Na.

Лёб ([12]), приводя данные Гебера, указывает порядок, в котором должны быть расположены анионы по силе их влияния на набухание, вязкость, осмотическое давление. Для наших анионов этот порядок следующий: $Cl < NO_3$, с большей гидратационной способностью NO_3'.

Различия в силе действия катионов, по данным Гебера, выражены менее резко и располагаются в следующий ряд: $Na > K$.

Кройт ([11]), исследуя влияние солей на коагуляцию золя SnO_2, дает величины концентрации солей NaCl и $NaNO_3$, вызывающие выпадение студня, весьма близкие, но с превышением для $NaNO_3$, что говорит о больших дисперсионных свойствах иона NO_3'. При катионе $Al^{\cdots}$ действие NO_3' и Cl' оказалось равным. В опыте с определением влияния электролитов NaCl и KCl на золь Al_2O_3 бо́льшая способность коагуляции интересующих нас катионов оказалась на стороне Na и меньшая по K. Для других золей, примеры которых приведены Кройтом, разница в пользу гидратационных свойств Na выражается удвоенными и утроенными величинами в сравнении с величинами, указываемыми для иона K. Калий признается элементом, придающим слабое увеличение дисперсионных свойств золю, к которому прибавляется.

По данным Егера, которые приводит Садиков ([28]), величины поверхностного натяжения щелочных солей, расплавленных при 1000°, располагаются в следующие ряды:

$$SO_4 > Cl > Br > NO_3,$$
$$Li > Na > K.$$

Следует отметить литературные данные, которые говорят о различии в силе поступления и активности катионов в зависимости от сопровождающего аниона.

Вопросу об адсорбции солей семенами в зависимости от индивидуальности ионов посвящена работа Гааса ([3]). Он приходит к выводу, что все семена сильнее адсорбируют катионы, чем анионы, и что сила, с которой адсорбируется один ион, влияет на адсорбцию другого. Гаас устанавливает, что процент адсорбируемых ионов всегда больше, если они сопровождаются NO_3'. Присутствие Cl' задерживает адсорбцию NO_3'.

Стайльз ([29]), работая над вопросом стимуляции семян, обнаружил, что калий поглощается легче, чем натрий, а анионы адсорбируются семенами в следующем порядке:

$$SO_4'' > NO_3' > Cl'.$$

При этом он также отмечает, что сила и степень поглощения одного иона зависит от природы другого иона.

Тиммель ([31]) указывает, что KNO_3 изменяет вязкость плазмы сильнее, чем K_2SO_4 и KCl.

В отношении $Ca(H_2PO_4)_2$ и $CaCO_3$, как солей, ионы которых занимают более скромное место в рядах Гофмейстера, вследствие их большей валентности, следует ожидать меньшего влияния на дисперсионные свойства коллоидальной системы, коагулирующего

влияния на коллоиды и меньшего влияния на величину водоудерживающей способности в сторону ее повышения. Однако Садиков ([28]), Гортнер ([6]) и др. указывают, что фосфатиды также отличаются большой гидрофильностью, а следовательно, можно ожидать и повышения водоудерживающих свойств клетки. С другой стороны, указание физиологической и агрономической литературы на усиленное развитие корневой системы под влиянием P_2O_5 является положительным показателем в вопросе повышения засухоустойчивости растения под влиянием повышения фосфатного удобрения.

Несколько особняком стоит $CaCO_3$, который вносился по гидролитической кислотности почвы и который вносится в почву в агрономической практике не как питательный элемент для растения, а как косвенное удобрение, улучшающее структуру почвы, ее физические свойства, кислотность и вытекающие отсюда физико-химические условия произрастания. Однако, если подойти к вопросу с принятым нами биохимическим критерием оценки влияния на коллоидную структуру растения, то следует ожидать от $CaCO_3$ эффекта, близкого к эффекту от суперфосфата, но меньшего в силу пассивной роли CO_3'', как химического реагента.

От увеличения доз извести возможно ожидать снижения дисперсионных свойств коллоидного комплекса клетки, снижения водоудерживающих свойств и отрицательного показателя в отношении влияния на свойства засухоустойчивости растений.

Учитывая физиологическое значение зольных элементов, влияние их на качественный состав свеклы, «являющийся результатом жизнедеятельности высокоорганизованной системы живых клеток», не имея намерения механически переносить закономерности биохимии на выяснение физиологических явлений, мы попытались применить достижения биохимии, агрохимии и физиологии к разрешению вопроса засухоустойчивости свеклы и выяснению влияния удобрений на изменение физиологических особенностей под влиянием временного недостатка воды.

Опыт вегетационный, почвенная культура, заложен по следующей схеме:

$$\left.\begin{matrix}0\\NPK\end{matrix}\right\} \text{контроль}$$

$$PK\frac{N}{2}\quad PKN_2\quad PKN_4$$

$$NK\frac{P}{2}\quad NKP_2\quad NKP_4$$

$$NP\frac{K}{2}\quad KNP_2\quad NPK_4$$

$$NPK\frac{Ca}{2}\quad NPKCa\quad NPKCa_2$$

Удобрения вносились в виде чилийской селитры, хлористого калия, суперфосфата и мела из расчета:

$$N — 0.1 \text{ г}; \; K_2O — 0.1 \text{ г}; \; P_2O_5 — 0.1 \text{ г}$$

на килограмм абсолютно сухой почвы.

Мел вносился по гидролитической кислотности почвы. В сосуды с мелом, помимо указанных по схеме удобрений, вносился дополнительно бор, в виде борной кислоты, в количестве 5 мг на килограмм почвы, для снижения отрицательного влияния избыточного известкования.

Влажность в сосудах поддерживалась в 70% от полной влагоемкости. В части сосудов каждого варианта указанная влажность поддерживалась в течение всего вегетационного периода, в другой части — в определенный период развития влажность постепенно снижалась до тех пор, пока растения достигали состояния длительного завядания, и в этот момент брались пробы. Одновременно с ними брались пробы и соответствующих вариантов, развивавшихся в оптимальных условиях влажности. Завяданию подвергалась свекла в возрасте 2.5—3 мес.

I. Влияние увеличенных доз N, P, K, Ca на урожай и качество его при оптимальных условиях водоснабжения

Рассмотрим прежде всего влияние удобрений в различных соотношениях на урожай и качество хозяйственно-полезной массы корня при оптимальных условиях водоснабжения.

Результат влияния тех или иных удобрений учитывался прежде всего с количественной стороны, по урожайным данным. Сравнение этих данных между собой позволяет выявить величину положительного влияния в отношении количественного хозяйственного эффекта, а определение содержания сахара и коллоидов — качественную сторону урожая.

Приводимые ниже урожайные данные представляют собой средний вес одного корня из 4 определений, так как опыт велся при четырехкратной повторности. Контролем в нашем опыте принят урожай и химический состав свеклы, выросшей по полному удобрению — вариант NPK.

Несмотря на то, что в опыте имеется 0-вариант (почва без удобрения), однако в условиях вегетационного опыта урожай, полученный по 0-варианту, не может служить контролем, так как сильное снижение его является результатом общего недостатка питательных веществ в условиях тесно ограниченного объема почвы (табл. 1).

Из приведенных цифр урожайных данных следует, что наибольшее положительное влияние на урожай корня, в пределах взятых нами доз, оказало избыточное внесение фосфора. При учетверенной

Таблица 1

Влияние различных доз N, P, K, Ca на урожай корня сахарной свеклы

Вид и норма удобрения	Средний вес корня	Вес в проц. от NPK	Вид и норма удобрения	Средний вес корня	Вес в проц. от NPK
0	38.99	23.33	$NP\frac{K}{2}$	267.06	159.75
NPK	167.17	100.00	NPK_2	284.66	170.28
$PK\frac{N}{2}$	142.12	87.41	NPK_4	257.87	154.26
PKN_2	250.47	149.83	$NPK\frac{Ca}{2}$	258.57	154.67
PKN_4	235.34	141.78	NPKCa	206.47	123.51
$NK\frac{P}{2}$	142.42	85.19	$NPKCa_2$	145.22	87.33
NKP_2	200.08	119.68	—	—	—
NKP_4	302.50	180.95	—	—	—

дозе фосфора (вариант P_4) вес корня достиг 180% от контроля, а меньшая доза, P_2, дает прибавку только на 19% в сравнении с NPK-вариантом.

На втором месте по влиянию на степень прироста урожая следует поставить калий. Но наибольший прирост массы корня получен при удвоенной дозе (прирост 70%), учетверенная же доза его вызвала прирост только на 54%, т. е. слишком сильное увеличение количества калия в растворимом состоянии в почве действует на урожай корня сахарной свеклы в известной степени угнетающе.

Особо следует отметить значительное увеличение веса корня при снижении в почве количества калия, внесенного в качестве удобрения, — явление, не наблюдавшееся при снижении количества азота и фосфора. Объяснением его может служить только повышение удельного веса азота и фосфора в условиях вегетационного опыта и предположение, что при этом достигнуто наиболее благоприятное соотношение зольных элементов, о котором говорит Рёссель.

На третьем месте в нашем опыте стоит азот, удвоенное количество которого повышает урожай корня на 50%, а четырехкратная доза этот прирост несколько угнетает, повидимому, в связи с задержкой развития и созревания, как указывает Рёссель.

На последнем месте следует поставить кальций, оказывающий тем большее положительное влияние, чем меньше его внесено. Внесенный в количестве, равном половине гидролитической кислотности почвы, мел вызывал увеличение веса корня на 54%; при полной нейтрализации гидролитической кислотности — только на 23%, а в количестве удвоенном — снижает урожай на 13% в сравнении с принятым нами контролем.

Собранный материал подвергался анализу на содержание сахаров, коллоидов и белкового азота, вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока.

Сахара определялись по методу Иссекутца.

Коллоиды — по Думанскому (7).

Белковый азот — по Барнштейну.

Вязкость клеточного сока — вискозиметром Оствальда (19).

Поверхностное натяжение — по Ребиндеру (19).

Коллоиды определялись из свежесобранного материала; сахара и белковый азот — из высушенного; и в том и в другом случаях цифры приводятся по расчету к абсолютно сухому веществу.

Обратимся к рассмотрению накопления коллоидов в корнях сахарной свеклы. Картина накопления их под влиянием зольных элементов, полученная в нашем опыте, не всегда соответствует тем положениям, которые выдвинуты Думанским и Симоновой (7) в их исследовании о влиянии удобрений на накопление коллоидов в свекле.

Из нижеприводимой таблицы видно, что наиболее высокий процент коллоидов получен в P_2-варианте, содержание их в котором повышено больше чем вдвое в сравнении с нашим контролем.

Таблица 2

Влияние различных доз N, P, K, Ca на накопление коллоидов в корнях сахарной свеклы

Вид и норма удобрения	Содержание коллоидов в 100 см³ дифф. сока	Содержание коллоидов в проц. к абс. сух. вещ.	Проц. коллоидов от NPK
0	7.756	5.22	99.62
NPK	0.672	5.24	100.00
$PK\frac{N}{2}$	7.812	5.68	108.39
PKN_2	7.972	7.44	141.98
PKN_4	1.200	8.99	171.56
$NK\frac{P}{2}$	0.932	7.23	137.98
NKP_2	1.628	11.71	223.47
NKP_4	0.760	5.10	97.33
$NP\frac{K}{2}$	0.740	5.32	101.52
NPK_2	1.424	9.96	190.07
NPK_4	0.948	6.60	125.95
$NPK\frac{Ca}{2}$	1.144	8.02	153.24
NPKCa	0.792	5.30	101.14
$NPKCa_2$	0.664	4.60	87.78

По K_2-варианту содержание коллоидов повышено на 90%, а по удвоенной дозе азота на 71%.

Таким образом при удвоенных дозах мы должны расположить влияние удобрений на накопление коллоидов в таком порядке:

$$P_2 > K_2 > N_2,$$

а по влиянию на урожай:

$$K_2 > N_2 > P_2.$$

При известковании характер кривой и по содержанию коллоидов и по урожайности имеет ярко выраженный нисходящий характер.

Наивысший урожай корня получен при внесении извести в количестве, равном половине гидролитической кислотности почвы (154%). Увеличение дозы извести до полной нейтрализации гидролитической кислотности влечет за собой снижение веса корня на 21% в сравнении с первым, превышая контроль на 23%, а содержание коллоидов падает почти до количества их в контрольном варианте. Еще большее увеличение Са—до удвоенной величины — снижает урожай до 87% от контроля, до такого же процента снижается и количество коллоидов в нем.

При увеличении доз того или иного удобрения в 4 раза картина меняется, и по количеству коллоидов на первое место выдвигается азот, по которому содержание коллоидов вырастает до 171% в сравнении с NPK-вариантом. За ним следует поставить K_4-вариант, по которому количество коллоидов выше на 26%, а в P_4-варианте коллоидность падает в сравнении с контролем на 3%, и соотношение зольных элементов по влиянию на накопление коллоидов меняется в следующем порядке:

$$N_4 > K_4 > P_4,$$

а по влиянию на урожай порядок элементов таков:

$$P_4 > K_4 > N_4.$$

То соотношение влияния удобрений на накопление коллоидов в свекле, которое было получено Думанским, мы будем иметь, если будем считать, что принятая нами норма внесения калия сама по себе избыточна; но при расчете количества удобрений на сосуд мы исходили из соотношения элементов, уносимых с урожаем свеклы из почвы, и потребности в них для получения нормального развития растения. Количества же уносимых азота и калия, как указывает Прянишникова ([28]), весьма близки с небольшим превышением для калия, а количество уносимой P_2O_5 в 3—4 раза меньше. Учитывая недостаток P_2O_5 в черноземе, мы повысили это соотношение при внесении удобрения $N : K_2O : P_2O_5$, как 1 : 1 : 1. При таком соотношении питательных элементов в почве влияние их на накопление кол-

лоидов принимает характер, указанный в упоминавшейся работе Думанского и Симоновой, при следующих дозах:

$$K_2 > N_4 > P_4,$$

а по влиянию на урожай в дозах:

$$N_2 < K_2 < P_4.$$

Оптимальными дозами, по влиянию их на урожай и содержание коллоидов, в нашем опыте следует принять:

$$P_4 > K_4 > N_2.$$

Рассматривая влияние на урожай и накопление коллоидов пониженных доз азота и фосфора, наблюдаем, что наряду с понижением урожая, которое является результатом снижения количества питательных элементов в почве, происходит повышение количества коллоидов в корне.

Внесение пониженного количества того или иного элемента можно рассматривать как относительное повышение двух других и действие их на накопление коллоидов в парных комбинациях, т. е. при внесении половинной дозы калия мы имеем относительное увеличение азота и фосфора, снижая дозу азота, относительно увеличиваем количества калия и фосфора, а снижая P, увеличиваем N и K.

Сравнивая процентное содержание коллоидов по пониженным дозам одного из удобрений, находим высокое содержание их в корнях, выросших при $\frac{P}{2}$, т. е. при относительно повышенной дозе NK количество коллоидов повышается на 38% в сравнении с NPK-вариантом, $\frac{N}{2}$ или PK повышает содержание коллоидов на 8%, $\frac{K}{2}$ NP повышает на 1.5%.

Таким образом нарастание коллоидов под влиянием парных комбинаций располагается в ряд:

$$NK > PK > PN.$$

Такое соотношение мы получаем, принимая за контроль полную норму удобрений (NPK-вариант) как по урожайности, так и по содержанию коллоидов. Такое же соотношение будем иметь и в том случае, если в качестве контроля будет принят 0-вариант. По 0-варианту урожай корня снижен до 23%, а содержание коллоидов до 99.62%, следовательно, при перечислении процента на 0-вариант мы получили бы значительное повышение урожайности в процентном выражении, но совершенно незначительное изменение в проценте

коллоидов, которое ни в какой степени не могло бы повлиять на изменение соотношения влияния элементов на накопление коллоидов.

Обращает на себя внимание значительное снижение процента коллоидов при недостатке калия — вариант $\frac{K}{2}$, когда совокупное влияние превышения азота и фосфора повысило количество коллоидов только на 1%, а в случае снижения азота совместное влияние повышенной дозы фосфора и калия повышает количество коллоидов более значительно — на 8%.

Определяя технологические коллоиды, мы определяем как водорастворимые белки, так и коллоиды углеводного характера, которыми в свекле является пектин, в нерастворимой форме образующий вторичные утолщения клеточных стенок и иногда заполняющий межклеточные пространства.

Вполне возможно, что при определении химического характера коллоидов, извлеченных из свеклы, выросшей по различному минеральному удобрению, окажется, что по калийному удобрению они будут иметь преимущественно углеводный характер, а у азотных и фосфатных будут содержать больший процент белка. Учитывая влияние калия, как одновалентного металла, на дисперсионные свойства среды, можно понять причину значительного повышения содержания растворимых коллоидов по дозе K_2 и снижение количества их по K_4-варианту. Можно предположить, что значительный избыток калия, поступая в растение, препятствует уплотнению углеводных молекул и поддерживает их в диспергированном состоянии. В том же направлении действует и ион Cl', обладающий высокими гидратационными свойствами и повышающий осмотическое давление клеточного сока. При удвоенной же дозе хлористого калия углеводы поддерживаются в форме растворимых коллоидов.

Увеличение доз хлористого калия на количество белкового азота в корне совершенно не влияет. По всем вариантам калийного удобрения процент белкового азота остается равным количеству его в корне контрольной пробы.

На содержании сахара в корне увеличение доз хлористого калия отражается положительно, но больший эффект мы имеем при удвоенной дозе, когда сахаристость повышается на 2% в сравнении с контролем, по учетверенной же дозе сахаристость снижается почти на 0.5% в сравнении с предыдущим, оставаясь повышенной на 1.7% в сравнении с контролем. Моносахаридная фракция в первом варианте имеет несколько больший вес, достигая 5.32% от общего количества сахара в корне, по варианту же K_4 процент моносахаров снижается до 3.86 (табл. 4).

Внесение повышенных доз азотно-кислого натра способствует син-

тезу белка, и увеличение процента белкового азота происходит соответственно увеличению доз селитры (табл. 3).

Таблица 3

Белковый азот в корне свеклы по различному минеральному удобрению (в процентах к абсолютно сухому веществу в центнерах)

Вариант удобрения	NPK	$PK\frac{N}{2}$	PKN_2	PKN_4	$NK\frac{P}{2}$	NKP_2	NKP_4	$NP\frac{K}{2}$	NPK_2	NPK_4	$NPK\frac{Ca}{2}$	NPKCa	$NPKCa_2$
Процент N белков	0.43	0.42	0.47	0.53	0.42	0.45	0.50	0.43	0.43	0.43	0.28	0.30	0.46

Содержание сахара в корнях возрастает в сравнении с контролем по N_2 на 1.44%, по N_4 остается равным содержанию в контрольном варианте, в то время как моносахаридная фракция по N_4 возрастает почти в 3 раза, а по удвоенной дозе меньше чем вдвое, превышая содержание моносахаридов в контроле на 1.68% (табл. 4).

Таблица 4

Сахаристость корня по различному минеральному удобрению

Вид и норма удобрения	Процент сахара к абс. сухому веществу	Процент сахара на сырой вес	Процент глюкозы к общ. содержанию сахара
NPK	69.84	15.90	1.29
$PK\frac{N}{2}$	65.80	16.51	4.71
PKN_2	75.01	17.34	2.37
PKN_4	67.28	15.83	3.65
$NK\frac{P}{2}$	85.00	18.38	2.71
NKP_2	77.32	18.89	2.25
NKP_4	60.34	16.46	4.68
$NP\frac{K}{2}$	67.49	16.52	3.03
NPK_2	72.22	18.07	5.32
NPK_4	70.33	17.60	3.86
$NPK\frac{Ca}{2}$	49.56	14.36	6.75
NPKCa	58.59	15.27	3.58
$NPKCa_2$	70.78	17.84	3.13

В сравнении с калийными вариантами сахаристость в азотно-натриевых вариантах возрастает в меньшей степени. По удвоенным дозам превышение получает K_2 над N_2 на 0.73%, а по учетверенным дозам по K_4 больше на 1.77% в сравнении с N_4.

Учитывая же снижение урожая корня по учетверенным дозам как азотного, так и калийного удобрения, следует признать оптимальным по влиянию на урожай и сахаристость корня, в нормальных условиях водоснабжения, менее значительное повышение доз одного из удобрений — натронной селитры или хлористого калия, на фоне полного минерального удобрения.

Увеличение количества фосфора не имеет соответствующего эффекта в обогащении корня сахарами, пропорционального количеству внесенного удобрения. Внесение удвоенной дозы P_2O_5 в виде суперфосфата повышает сахаристость корня почти на 3%, а дальнейшее увеличение фосфора (вариант P_4) влечет за собой снижение сахаристости в сравнении с первым вариантом на 2.43%, оставляя повышенным его, по отношению к контролю, только на 0.56%.

Накопление белка по фосфорным вариантам, так же как и по азотно-натриевым, почти пропорционально увеличению доз суперфосфата и выражается цифрами, весьма близкими к соответствующим цифрам азотных вариантов.

Известкование почвы оказало отрицательное влияние на сахаристость корня только в количестве, равном половине гидролитической кислотности.

В количестве извести, равном полной гидролитической кислотности, отрицательное влияние извести незначительно, и процент сахара приближается к цифрам контрольного варианта, а по удвоенной дозе сахаристость корня повышается почти на 2% в сравнении с контролем и на 2.5% в сравнении с предыдущим вариантом. Снижение дозы извести до величины, нейтрализующей половину гидролитической кислотности, влечет за собой понижение сахаристости на 1.5%.

Моносахаридная фракция находится в обратном отношении к общему количеству сахара, т. е. процент моносахаров по меньшим дозам извести возрастает, с повышением же количества извести в почве падает.

По варианту $\frac{Ca}{2}$ процент моносахаров достигает 6.75, по Ca снижается до 3.58, а по Ca_2 до 3.13. Количество же белкового азота следует за увеличением общего количества сахаров. По половине гидролитической кислотности процент белкового азота имеет самую низкую величину, выражаясь цифрой в 0.28; с повышением извести до полной нейтрализации гидролитической кислотности количество белкового азота повышается до 0.30%, а по удвоенной дозе приближается к проценту по удвоенной дозе суперфосфата.

Если пониженные дозы того или иного удобрения мы опять будем рассматривать как относительное увеличение двух других и влияние их в парных комбинациях, то наиболее благоприятное влияние на содержание сахара оказало совместное действие азота и калия, в нашем опыте $\frac{P}{2}$-вариант, в котором сахаристость достигает величины в 18.38%, весьма близкой к проценту сахара по удвоенной дозе фосфора; однако совместное действие фосфора и калия $\left(\frac{N}{2}\text{-вариант}\right)$ и фосфора и азота $\left(\frac{K}{2}\text{-вариант}\right)$, давших равный процент сахаристости, не говорит в пользу увеличения доз суперфосфата и положительного влияния их на накопление сахара в корне.

Влияние внешних условий на состояние и развитие листвы в физиологическом опыте нас должно интересовать уже потому, что лист является основной лабораторией, в которой происходит синтез пластических веществ, идущих на построение растительных тканей или отлагающихся в запас и создающих хозяйственно-полезную массу, из-за которой возделывается сахарная свекла,— корень.

Влияние повышенных доз удобрений на развитие зеленой массы показано в табл. 5.

Таблица 5

Влияние различных доз N, P, K, Ca на развитие листовой массы (сырой вес)

Вид и доза удобрения	Средний вес листов. массы	Проц. от NPK
0	47.52	44.01
NPK	110.24	100.00
$PK\frac{N}{2}$	103.66	94.03
PKN_2	223.37	202.53
PKN_4	261.65	237.34
$NK\frac{P}{2}$	76.12	69.05
NKP_2	149.53	135.64
NKP_4	165.71	150.41
$NP\frac{K}{2}$	129.63	116.68
NPK_2	137.54	124.77
NPK_4	161.21	146.24
$NPK\frac{Ca}{2}$	167.53	151.97
NPKCa	167.80	152.21
$NPKCa_2$	84.12	76.31

При просмотре цифровых данных среднего веса листвы бросается в глаза выдающееся значение повышенных доз азота на развитие листовой массы, что целиком согласуется с давними указаниями агрофизиологической литературы. Уже при удвоении дозы азота прибавка урожая зеленой массы составляет 102% от NPK, а учетверенная доза дает прирост еще на 35%.

Влияние остальных трех элементов на развитие листвы довольно близко, разница, для соответствующих доз, от повышения количества K, P и Ca получена в пределах 4—6%. Придерживаясь определенной по-

следовательности, на первое место следует поставить, по положительному влиянию на развитие листвы, как и корня, известь в количествах, равных полной гидролитической кислотности и половине ее, затем фосфор в учетверенной дозе и двукратной и на последнем месте калий, повышающий вес листвы на 46% в четырехкратной дозе и на 25% в удвоенной. При снижении количеств азота и фосфора понижается и развитие листвы, снижение же дозы калия наполовину оказывает положительное влияние на развитие зеленой массы, как и на урожай корня. Известь в количестве, удвоенном по гидролитической кислотности, угнетает развитие листвы, как и корня.

Таким образом только азот играет выдающуюся роль по влиянию на развитие листовой массы, по остальным вариантам удобрений картина развития листвы соответствует развитию корня соответствующих норм и видов.

Накопление коллоидов в листве далеко не всегда соответствует накоплению их в корне. Общее количество коллоидов в листве по отношению к сухому веществу выражается цифрами, значительно превышающими количество их в корне, но закономерность накопления в корне не сохраняется для листа. Из помещаемой ниже таблицы видно, что наибольшее богатство коллоидами обнаружено в листве свеклы, выращенной по удвоенной дозе азота. По учетверенной же дозе процент коллоидов снижается в сравнении с предыдущим, оставаясь повышенным на 8% в сравнении с контрольным вариантом. Снижение количества азота в почве влечет за собой значительное снижение и гидрофильных коллоидов в листве. При удвоении дозы фосфора процент гидрофильных коллоидов повышается до 111.41, таким же образом отражается и снижение дозы фосфора вдвое, т. е. относительное повышение количества азота и калия (табл. 6).

При учетверенной дозе суперфосфата количество коллоидов снижается до 103.4%. Основанием для этого может служить то же, что уже приводилось для объяснения хода кривой накопления коллоидов в корне,— коагулирующие свойства ионов Ca'' и PO_4''', которые, при большом избытке их, могут переводить гидрофильные коллоиды в нерастворимое состояние, способствуя отложению их в форме нерастворимых или трудно растворимых соединений.

Калий способствует передвижению углеводов из листа в корень, поэтому содержание гидрофильных коллоидов, полимеризующихся или синтезирующихся из растворимых углеводов, по калийным вариантам в листве снижено до 92% по удвоенной дозе и до 90.5% по учетверенной.

По известкованию в листве процент коллоидов значительно снижается, но это снижение здесь носит обратный характер в сравнении с корнем.

Таблица 6

Влияние различных доз N, P, K, Ca на накопление коллоидов в листве

Вид и доза удобрения	Колич. колл. в 100 см³ дифф. сока	Проц. колл. к абс. сух. вещ.	Проц. колл. от NPK
0	0.764	16.346	89.63
NPK	1.472	18.232	100.00
$PK\frac{N}{2}$	1.380	12.075	66.21
PKN_2	1.812	22.088	121.11
PKN_4	1.728	19.712	108.11
$NK\frac{P}{2}$	1.536	20.411	111.96
NKP_2	1.612	20.312	111.41
NKP_4	1.424	18.865	103.45
$NP\frac{K}{2}$	—	—	—
NPK_2	1.544	16.784	92.04
NPK_4	1.204	16.503	90.51
$NPK\frac{Ca}{2}$	1.560	7.474	40.97
NPKCa	1.512	16.782	92.04
$NPKCa_2$	1.540	18.084	99.17

По меньшей дозе извести $\left(\text{вариант } \frac{Ca}{2}\right)$, по которому общий урожай получен наиболее высоким, содержание коллоидов в листве снижается до 41%, с повышением же извести до полной нейтрализации гидролитической кислотности процент гидрофильных коллоидов повышается до 92, удвоенная доза извести приводит к повышению процента коллоидов до 99 в сравнении с контрольным вариантом. Обратный ход накопления коллоидов в листве в сравнении с ходом накопления общего урожая заставляет предположить, что при сильном и избыточном известковании происходит торможение размножения вегетативных клеток, вследствие чего происходит слабый прирост урожая корня, накапливаемые продукты ассимиляции претерпевают слабый отток и откладываются в листе в форме коллоидов; небольшие количества извести в меньшей степени тормозят отток пластических веществ, соответственно этому урожай корня и листвы повышается.

Трудность сравнения известковых вариантов с остальными заключается в том, что, во-первых, известь вносилась по гидролитической

кислотности почвы, тогда как все остальные удобрения вносились по количеству питательных единиц; во-вторых, под известкование внесен дополнительно еще и бор, как уже указывалось, и общий прирост урожая по меньшим дозам $CaCO_3$ может явиться результатом его стимулирующего действия. Поэтому контроль — NPK, может служить в данном случае только как единица соизмерения для известкованных вариантов между собой, но отнюдь не с другими вариантами удобрений.

Накопление гидрофильных коллоидов в листве азотно-натриевых вариантов происходит, повидимому, не за счет накопления белков в листьях, так как увеличение общего количества белкового азота здесь не столь значительно.

Таблица 7

Белковый азот в листве по различному минеральному удобрению (в процентах к абсолютно сухому веществу)

Вариант удобрения	NPK	$PK\frac{N}{2}$	PKN_2	PKN_4	$NK\frac{P}{2}$	NKP_2	NKP_4	$NP\frac{K}{2}$	NPK_2	NPK_4	$NPK\frac{Ca}{2}$	NPKCa	$NPKCa_2$
Процент N белков . .	0.69	0.61	0.78	0.93	0.60	1.11	1.42	0.77	0.85	0.92	0.81	1.30	0.72

По фосфату богатство листвы белковым азотом оказалось наиболее высоким по сравнению со всеми другими вариантами.

Близко к ним стоит только вариант с известкованием в количестве, равном полной гидролитической кислотности; по удвоенной же дозе извести процент белкового азота снижается, превышая контроль лишь на 0.03%.

Содержание сахаров в листве незначительно и измеряется одной-двумя десятыми долями процента; представлены главным образом моносахара, составляющие от 55 до 77% от общего количества сахара в листве (табл. 8).

Прослеживая изменения в содержании сахара по различным вариантам удобрений, отмечаем следующее: увеличение дозы азота вдвое (N_2-вариант), наряду с положительным влиянием на сахаристость корня, приводит к обеднению листвы содержанием сахара, процент которого снижается до 0.18, при содержании его в листьях контрольной пробы — 0.24. При этом моносахаридная фракция возрастает на 9.5% в сравнении с соотношением сахаров в листве контрольной пробы. По учетверенной дозе азотно-натриевой соли (вариант N_4) содержание сахара приближается к количеству и соотношению моно- и дисахаров в контроле, снижение же количества азота $\left(\text{вариант } \frac{N}{2}\right)$

влечет за собой и общее обеднение листвы сахарами и снижение их моносахаридной фракции.

Внесение повышенных доз фосфора также привело к снижению содержания сахара в листве — по P_2 до 0.105, по P_4 до 0.125, т. е. примерно вдвое в сравнении с контрольным вариантом, причем моносахаридная фракция возрастает незначительно — по учетверенной дозе на 2%, а по удвоенной дозе значительно более — на 13.3%.

Содержание сахара в листве по известкованным вариантам превышает содержание его в фосфатных, но остается сниженным в сравнении с контролем и тем значительнее, чем больше внесено извести.

Таблица 8

Влияние различных доз N, P, K, Ca на содержание сахаров в листве (в процентах к абсолютно сухому веществу)

Вариант удобрения	Процент сахаров к абс. сух. вещ.	Процент моносахара к общ. колич. сахаров
NPK	0.2424	64.1
PK $\frac{N}{2}$	0.2023	61.8
PKN_2	0.1871	73.6
PKN_4	0.2330	63.3
NK $\frac{P}{2}$	0.0760	70.4
NKP_2	0.1057	77.42
NKP_4	0.1252	66.20
NP $\frac{K}{2}$	0.1440	56.98
NPK_2	0.1615	60.30
NPK_1	0.1431	69.79
NPK $\frac{Ca}{2}$	—	—
NPKCa	0.2090	58.62
$NPKCa_2$	0.1647	58.12

К сожалению, мы не имеем цифры, характеризующей содержание сахара в листве варианта с известкованием в количестве, равном половине гидролитической кислотности; судя же по двум другим вариантам, богатство листвы сахарами соответствует увеличению урожайных показателей, т. е. при меньших дозах извести происходит небольшой прирост вегетативной массы, но сахара задерживаются в большей степени в листве, а корень ими в значительной степени обеднен. С увеличением доз извести угнетается развитие вегетативной массы, но отток углеводов происходит энергичнее, листва ими оказывается обеднена, а в корне происходит накопление.

Внесение повышенных доз хлористого калия снижает содержание сахара в листве в сравнении с контролем тем значительнее, чем больше его внесено: так, по K_2 процент сахаров составляет 0.1615, а по K_4 0.1451, причем возрастает соответственно процент моносахаров до 60.3 по N_2 и до 69.8 по N_4, но в сравнении с фосфатными вариантами листва калийных богаче сахаром, а значение моносахаридной фракции снижено. При снижении дозы калия, т. е. относительном повышении азота и фосфора, повышается содержание сахаров в листве до величины их содержания по учетверенной дозе.

при одновременном значительном снижении процента моносахаров составляющих здесь только 57%, количество, отмеченное только в известковых вариантах.

Таким образом наибольшее богатство листвы сахарами отмечено по азотно-натриевым вариантам, а наименьшее — по фосфатным, влияние же хлористого калия оказалось средним по содержанию сахаров в листве, по значению же моносахаридной группы по удвоенным дозам выдвигается на первое место суперфосфат, затем азотно-натриевая соль, хлористый калий — на последнем месте, тогда как при увеличении доз соответствующих удобрений в четыре раза хлористый калий выдвигается на первое место, натронная селитра отступает на конец.

II. Влияние повышенных доз N, P, K и Ca на урожай и содержание сахара и коллоидов при завядании

Как уже указывалось, до состояния длительного завядания все варианты опыта доводились постепенным снижением влажности в течение месяца. Первые две недели от начала снижения влажность в сосудах поддерживалась в пределах 50 — 40% от полной влагоемкости, в последующие две недели в пределах 30—20%.

Наблюдение за состоянием листвы в последние две недели обнаружило, что легче всего теряла тургор листва вариантов с фосфорнокислым удобрением. В такой же степени поддавалась завяданию листва и известкованных вариантов.

Из калийных вариантов особенно легко теряла тургор листва с удвоенной дозой хлористого калия, а по учетверенной дозе тургесцентное состояние поддерживалось более продолжительное время, чем в предыдущем варианте. Но наиболее стойкой оказалась листва растений свеклы, выросшей по повышенным дозам натронной селитры, которая сохраняла тургор даже тогда, когда влажность почвы достигала 15—16%, т. е. величины удвоенной гигроскопичности чернозема.

После такой продолжительной закалки значительно сниженным водоснабжением в течение 2 недель к концу опыта листва свеклы по калийным удобрениям приобрела определенную устойчивость и теряла тургор медленнее; особенно это относится к варианту с учетверенной дозой хлористого калия.

Из вариантов со сниженными дозами особенной стойкостью в смысле поддержания тургора, отличался вариант $\frac{P}{2}$ (относительно увеличены N и K), листва которого сохраняла тургесцентное состояние, несмотря на то, что влажность почвы ежедневно, в вечерние часы, снижалась до удвоенной гигроскопической.

При завядании во всех вариантах нижние листья отмерли, а учет

оставшейся листвы после взятия проб показал, что соотношение веса листвы между вариантами теперь изменилось в сравнении с соотношением их при оптимальном водоснабжении (табл. 9).

На первом месте по богатству листвой остаются варианты с высокими дозами чилийской селитры, листва которых и здесь сохраняет почти такое же соотношение с весом листвы контрольного варианта, несколько повышаясь по удвоенной дозе и снижаясь по учетверенной.

Фосфатные варианты теперь уступают контрольному по весу живой листвы, снижаясь до 94% по дозе P_2 и до 99% по дозе P_4.

В известкованных вариантах сохраняет листву свекла только по полной гидролитической кислотности, где вес листвы в сравнении с контролем составляет 112%, при пониженной же и повышенной дозе $CaCO_3$ вес листвы падает до 83% веса листвы NPK-варианта.

Таблица 9

Средний вес листвы одного растения свеклы после длительного завядания (сырой вес)

Вариант удобрения	Средний вес листовой массы	Процент от NPK
0	10.25	32.66
NPK	31.38	100.00
$PK\frac{N}{2}$	21.42	68.26
PKN_2	66.07	210.54
PKN_4	67.04	213.64
$NK\frac{P}{2}$	45.03	143.49
NKP_2	29.62	94.38
NKP_4	31.06	98.90
$NP\frac{K}{2}$	34.65	110.42
NPK_2	33.89	108.00
NPK_4	50.86	162.39
$NPK\frac{Ca}{2}$	26.24	83.62
NPKCa	35.29	112.27
$NPKCa_2$	26.26	83.68

В отношении хлористого калия необходимо отметить благоприятное влияние на сохранение листвы четырехкратной дозы, по которой сохранившаяся листва составляет 162% от NPK, тогда как по удвоенной дозе только 108%. Результат влияния на устойчивость листвы мы находим в урожае корня в части вариантов, подвергавшейся действию временного недостатка водоснабжения.

Наибольший прирост корня получен по азотно-натриевым вариантам, внутри которых влияние различных доз сохраняет тот же характер, как и в условиях полного водоснабжения, т. е. наибольший прирост корня происходит при удвоении дозы азота, учетверенная доза азота снижает вес корня в сравнении с предыдущим вариантом, но оставляет повышенным в сравнении с контролем на 78.5% (табл. 10).

В фосфатных вариантах различие между удвоенной и учетверен-

Таблица 10

Влияние различных доз NPK, Ca на урожай корня при недостаточном водоснабжении (сырой вес)

Вариант удобрения	Средний вес корня	Вес в проц. от NPK
0	11.78	23.45
NPK	50.22	100.00
$PK\frac{N}{2}$	43.04	85.70
PKN_2	105.54	210.15
PKN_4	89.64	178.49
$NK\frac{P}{2}$	55.25	110.00
NKP_2	66.18	131.78
NKP_4	65.65	130.72
$NP\frac{K}{2}$	49.55	98.66
NPK_2	48.87	97.31
NPK_4	76.47	152.27
$NPK\frac{Ca}{2}$	50.81	101.17
NPKCa	66.49	132.39
$NPKCa_2$	47.29	94.16

ной дозами сглаживается, и вес корня и в том и в другом случае больше контрольного только на 30%, с превышением по удвоенной дозе на 1%.

Влияние хлористого калия в удвоенной дозе, давшее наиболее высокий вес корня в нормальных условиях водоснабжения, при недостаточном водоснабжении, в нашем опыте, оказало подавляющее влияние, снизив вес его до 97% контрольного; таким же образом отразилось и снижение дозы калия $\left(\text{вариант } \frac{K}{2}\right)$: повышая урожай корня в условиях достаточного водоснабжения, оно здесь снизило урожай до 98% контрольного. Четырехкратная доза хлористого калия, угнетавшая развитие корня, как указывалось прежде, в условиях недостаточного водоснабжения сыграла положительную роль, давая корень, вес которого превосходит вес контрольного варианта на 52%.

В вариантах с известкованием влияние недостаточного водоснабжения выдвигает на первое место дозу, равную полной гидролитической кислотности, по которой повышение веса корня достигает 32%, тогда как половинная доза дает превышение только на 1%. По известкованию в количестве, удвоенном по гидролитической кислотности, как и прежде, вес корня ниже контрольного на 6%.

Сахаристость корня, в процентах к сырому весу, в состоянии завядания повышается. Иногда это повышение достигает 5—6% в сравнении с соответствующим вариантом, развивавшимся все время в условиях нормального водоснабжения, как это имеет место для варианта $\frac{N}{2}$, N_4, P_4 и Ca_2. Первой причиной повышения сахаристости корня на сырое вещество является обеднение его водой и общее повышение процента сухого вещества, поэтому мы считаем более удобным сравнивать сахаристость корня, выраженную в процентах к абсолютно сухому веществу (табл. 11).

Таблица 11

Сахаристость корня в состоянии завядания по различному минеральному удобрению

Вариант удобрения	Проц. сахара на сырое вещ.	Проц. сахара к абс. сух. вещ.	Сахарист. в проц. от NPK по расчету на сух. вещ.
NPK	18.10	70.53	100.00
$PK\frac{N}{2}$	22.73	72.31	172.5
PKN_2	19.33	67.34	95.5
PKN_4	20.32	72.61	103.0
$NK\frac{P}{2}$	19.65	73.00	103.4
NKP_2	19.11	71.40	101.3
NKP_4	21.24	69.85	101.0
$NP\frac{K}{2}$	19.85	64.29	91.2
NPK_2	17.70	60.40	85.7
NPK_4	16.82	57.81	82.0
$NPK\frac{Ca}{2}$	16.60	56.67	80.4
NPKCa	20.57	67.79	96.0
$NPKCa_2$	23.80	78.62	111.4

В сравнении с вариантом NPK, подвергавшимся, как и все другие варианты, влиянию недостаточного водоснабжения, сахаристость корней фосфатных и нитратных вариантов сохраняется близкой к сахаристости контрольного варианта, превышая последнюю на 2—3%, как это имеет место для вариантов $\frac{N}{2}$, N_4, $\frac{P}{2}$; исключение составляет только вариант с удвоенной дозой азотно-натриевой соли.

Калийные варианты, наоборот, имеют сниженное содержание сахара и тем значительнее, чем больше доза хлористого калия — по K_2 снижается на 14.3% в сравнении с содержанием сахара в контрольной пробе, по K_4 на 18%, в варианте $\frac{K}{2}$ на 9%. Подобное же снижение сахаристости наблюдается и в вариантах с $CaCO_3$, но тем значительнее, чем меньше доза извести. По $\frac{Ca}{2}$ снижение достигает величины в 20%, в варианте Ca — полной гидролитической кислотности — только на 4%, а по удвоенному количеству извести превышает сахаристость контроля на 11%.

Таким образом влияние повышенных доз удобрений на содержание сахара в корне в условиях недостаточного водоснабжения значительно отличается от влияния тех же доз на сахаристость корня, развивавшегося в нормальных условиях водоснабжения.

В частности, повышение сахаристости от увеличения доз хлористого калия, наблюдающееся при оптимальном водоснабжении, не имеет места в состоянии завядания.

В отношении азотно-натриевой соли также следует отметить, что, повышая сахаристость при оптимальном водоснабжении в количестве, удвоенном против принятой нами нормы, при завядании не

оказывает подобного же влияния, снижая содержание сахара (к сухому веществу) в сравнении с контролем.

По фосфорно-кислым и известковым вариантам характер влияния повышенных доз на содержание сахара в корне остается постоянным и в условиях завядания, как и при нормальном водоснабжении.

То же самое необходимо отметить и в отношении гидрофильных коллоидов, накопление которых в состоянии завядания при различном минеральном удобрении отражено в табл. 12.

Таблица 12.

Количество коллоидов в корне сахарной свеклы в состоянии завядания по различному минеральному удобрению

Вариант удобрения	Содерж. колл. в 100 см³ дифф. сока	Колич. колл. в проц. от абс. сух. вещ.	Колич. колл. в проц. от NPK
0	1.008	4.950	97.64
NPK	0.676	5.084	100.00
$PK\frac{N}{2}$	1.352	7.271	143.31
PKN_2	1.004	6.012	118.31
PKN_4	1.152	7.040	138.58
$NK\frac{P}{2}$	0.740	4.754	93.50
NKP_2	2.516	16.280	320.47
NKP_4	0.944	5.260	103.54
$NP\frac{K}{2}$	1.158	6.293	123.81
NPK_2	0.784	4.583	90.16
NPK_4	0.864	5.090	100.19
$NPK\frac{Ca}{2}$	0.812	5.082	100.00
NPKCa	1.412	7.875	154.92
$NPKCa_2$	0.952	5.320	104.72

Количество коллоидов в контрольной пробе при завядании немного снижено в сравнении с соответствующим вариантом, не подвергавшимся завяданию, но это снижение незначительно — на 0.16%; поэтому соотношение процентного выражения коллоидов к содержанию их в контрольной пробе, в завядшем и незавядшем ряду может быть сравниваемо и служит выражением соотношения и величин абсолютного количества коллоидов в корне.

По азотно-натриевым вариантам характер влияния повышенных доз остается близким к влиянию их при нормальном водоснабжении, отличаясь только пониженным количеством коллоидов на единицу сухого вещества. Аналогично влияние в условиях недостаточного водоснабжения и фосфатных вариантов, с той разницей, что здесь количество коллоидов по отношению к сухому веществу повышено и особенно значительно по удвоенной дозе, по учетверенной же приближается к содержанию их в корне контрольной пробы, оставаясь повышенным на 3%.

По калийным и известковым вариантам, при завядании, ход накопления коллоидов с повышением доз существенно изменяется. По удвоенной дозе хлористого калия, по которой при нормальном водоснабжении мы имели весьма значительное повышение процента

коллоидов (9.96%), при завядании снижается до 4.58, составляя 90% от количества коллоидов в корне контрольной пробы, а по учетверенной дозе (NPK_4) содержание коллоидов остается равным количеству их в NPK-варианте.

При известковании повышенное содержание коллоидов сохраняется только в варианте с известью, внесенной в количестве, равном полной гидролитической кислотности, где количество коллоидов превышает содержание последних в корне контрольного варианта на 55% и примерно на такой же процент превышает содержание их в незавядшем соответствующем варианте. В варианте $\frac{Ca}{2}$ и Ca_2 количество коллоидов оказывается близким к контрольной пробе NPK, а в сравнении с незавядавшим рядом соответствующих вариантов по $\frac{Ca}{2}$ количество коллоидов претерпевает значительное снижение и по Ca_2 повышение.

III. Динамика стойкости и биохимических компонентов при завядании по различному минеральному удобрению

Для того чтобы ближе подойти к вопросу о влиянии солей на урожай корня и сохранение листвы при временном недостаточном водоснабжении и выяснить их «защитное» влияние, мы вычислили вес корня завядших растений в процентах от веса корня соответствующих вариантов, не подвергавшихся влиянию недостатка влаги, а затем сравнивали между собой процентные соотношения. Это позволяет нам получить цифровое выражение той «потери» или отставания в развитии корня, которое происходило вследствие недостатка воды в почве за этот период времени, в течение которого в опыте была создана пониженная влажность. В отношении листвы таким способом мы учитывали влияние двух моментов — торможения развития и потери листвы при завядании.

Соответствующие цифровые данные представлены в табл. 13.

Наибольшее положительное влияние на урожай корня в отношении удержания его на определенной высоте оказала удвоенная доза натронной селитры, по которой вес корня завядавшего варианта оказался равным 42% от веса того же варианта, не подвергавшегося влиянию завядания, или 140% в сравнении с сохранившимся урожаем контрольного завядавшего варианта (NPK). На сохранение листвы влияние также достаточно высокое — процентное выражение сохранившейся листвы только на 3.6 уступает контрольному варианту. На втором месте следует поставить вариант $\frac{P}{2}$ или относительное увеличение азота и калия в парной комбинации, в которой вес корня

Таблица 13

Влияние повышенных доз N, P, K, Ca на удержание урожая корня и сохранение листвы при длительном недостатке водоснабжения

Вариант удобрения	Корень		Лист	
	вес завядш. в проц. от незавядш.	динамика веса в проц. от NPK	вес завядш. в проц. от незавядш.	динамика веса в проц. от NPK
0	30.21	100.33	21.26	69.1
NPK	30.11	100.00	30.82	100.0
$PK\frac{N}{2}$	29.44	97.77	20.70	67.1
PKN_2	42.14	139.95	29.70	96.4
PKN_4	38.08	126.47	25.68	83.4
$NK\frac{P}{2}$	38.79	128.83	59.40	192.5
NKP_2	33.08	109.86	19.85	64.4
NKP_4	21.70	72.07	18.50	60.0
$NP\frac{K}{2}$	18.55	61.61	26.80	85.1
NPK_2	17.17	57.02	24.60	79.7
NPK_4	28.04	93.12	31.50	101.0
$NPK\frac{Ca}{2}$	19.65	65.26	15.70	50.9
NPKCa	32.20	106.94	21.05	69.6
$NPKCa_2$	32.56	108.14	31.18	100.9

от незавядавшего ряда варианта составляет 38.8%, или сохраняется на 28% выше, чем по контролю. Особенно сильно сказывается такая комбинация на сохранении листвы, которая здесь оказалась после завядания наиболее пышной. В цифровом выражении вес сохранившейся листвы составлял 59%, что превосходило степень сохранения листвы в контроле на 92.5%. Так как комбинация $\frac{P}{2}$ оказывает отрицательное влияние на урожай, вследствие снижения запасов питательного материала в почве, эту комбинацию удобрений можно выразить общим увеличением азота и калия в парном сочетании, устранив, таким образом, влияние снижения запасов зольных элементов и тем самым увеличив защитные свойства растений при недостаточном водоснабжении.

Близко к варианту $\frac{P}{2}$, по урожайным данным, стоит и вариант с учетверенной дозой калия, вес корня которого после завядания

составляет 38% или превосходит процент соотношения с контролем на 26.6.

Наиболее высокое отрицательное влияние временный недостаток влаги в почве вызвал при внесении удвоенной дозы хлористого калия, где вес корня завядавшего растения от соответствующего незавядавшего составляет только 17%; в соотношении с контрольным вариантом «потери» его также велики, так как «степень сохранения» урожая может быть выражена цифрой 57% от «степени сохранения» урожая контрольной пробы. Столь же слабую «защиту» представляют собой и комбинации удобрений, выраженные вариантами $\frac{K}{2}$, P_4, а из известкованных вариантов — $\frac{Ca}{2}$, в которых урожай корня снижается соответственно до 18.5, 21.0 и 19.65% от незавядавших рядов тех же вариантов удобрений. Близкое влияние, как и на урожае корня, выявляется и на сохранении и развитии листовой массы.

Калий в учетверенной дозе накладывает отрицательное влияние, при недостаточном водном довольствии менее выраженное, чем в удвоенной, и по «степени сохранения» урожая на определенной высоте приближается к контрольному варианту, отставая от последнего только на 7%, а листва сохраняется в такой же мере, как и у контроля. В отношении фосфатных и известковых вариантов приходится отметить их слабое влияние в качестве факторов, сообщающих устойчивость против вредного влияния недостаточного водоснабжения. В отношении P_4 уже отмечалось отрицательное значение, которое, возможно, и не является отрицательным, а только следствием отсутствия положительного влияния, а так как суперфосфат в учетверенной дозе при оптимальном водоснабжении давал наибольший прирост корня, то отсутствие прироста при недостаточном водоснабжении выразилось в таком резком расхождении веса корня, как 79%, полученном как следствие временного снижения водоснабжения.

Суперфосфат в удвоенной дозе и известь по полной и удвоенной гидролитической кислотности обеспечивают накопление урожая корня в степени, близкой к контрольному варианту.

Таким образом наибольшее положительное влияние, в смысле удержания урожая корня свеклы на определенной высоте, оказывает натронная селитра в удвоенной дозе в сравнении с принятой нами по полному минеральному удобрению. Наибольшее отрицательное влияние недостаточное водоснабжение накладывает при внесении удвоенной дозы хлористого калия.

Состояние листвы после завядания может до некоторой степени характеризовать реакцию на засуху свеклы, выращенной по данному сочетанию минеральных удобрений.

Как уже указывалось выше, обогащение сахарами корня и листвы при завядании по различному минеральному фону не носит однообразного характера.

Пользуясь уже приведенным цифровым материалом, полученным из аналитической обработки материалов, мы попытались выявить динамику сахаров в листве и корнях при завядании в различных вариантах удобрений.

В корне увеличение процента сахаров при завядании отмечено в вариантах $\frac{N}{2}$, N_4, контрольном — NPK. Здесь повышение сахаристости происходит на 8—11% от содержания сахара в соответствующих незавядавших пробах. Несколько более высокое выражение увеличения в процентах (14—16) наблюдается в корне по учетверенной дозе суперфосфата и при известковании почвы. В остальных вариантах при завядании наблюдается снижение содержания сахара (по отношению к абсолютно сухой массе) корня. В листве соотношение количества сахаров в завядавших и незавядавших пробах также претерпевает то положительное, то отрицательное значение. Наибольшая депрессия накопления сахаров в листве обнаружена в вариантах NPK и $\frac{N}{2}$ с одновременным увеличением сахаристости корня, как уже отмечалось выше. Такой же характер, но с менее выраженной депрессией, носят и варианты N_4, Ca и Ca_2, в которых содержание сахаров в завядшей листве снижается на 41% только в случае Ca, а в Ca_2-варианте процент сахаров снижается только на 3% при возрастании сахаристости корня, как выше указывалось, на 11—16% по отношению к сахаристости корней незавядавших растений тех же вариантов (табл. 14).

В вариантах $\frac{P}{2}$, P_2, $\frac{K}{2}$ и K_2 процент сахаров в завядшей листве повышен — по $\frac{P}{2}$ весьма значительно, на 139%, по $\frac{K}{2}$ и K_2 только на 2.5—3.5%, тогда как количество сахара в корне снижено.

Особняком стоят варианты N_2 и K_2, в которых с завяданием снижается количество сахаров в корне, в процентном выражении на количества весьма близкие.

Это распространение динамики сахаров показывает, что учет сахаристости и даже динамики сахаров сам по себе не является показательным для характеристики устойчивости свеклы, выросшей по различному минеральному фону, к временному снижению влажности почвы, и это заставляет обратиться к рассмотрению динамики других биохимических компонентов жизнедеятельности исследуемого нами объекта.

Таблица 14

Динамика сахара в листве и корнях при завядании в различных вариантах удобрений

Вариант удобрения	Лист			Корень		
	Проц. сахара к абс. сух. вещ.		Сахарист. завядш. в проц. от незавядш.	Проц. сахара к абс. сух. вещ.		Сахарист. завядш. в проц. от незавядш.
	завядш.	незавядш.		завядш.	незавядш.	
NPK	0.0907	0.2424	37.4	77.53	69.84	111.0
$PK\frac{N}{2}$	0.0729	0.2033	35.9	72.31	65.80	109.7
PKN_2	0.1584	0.1871	84.6	67.34	75.01	89.8
PKN_4	0.1735	0.2330	74.4	72.61	67.28	108.0
$NK\frac{P}{2}$	0.1815	0.0760	239.0	73.00	85.42	85.5
NKP_2	0.1882	0.1057	178.0	71.40	77.32	92.4
NKP_4	—	0.1252	—	69.85	60.34	116.0
$NP\frac{K}{2}$	0.1476	0.1440	102.5	64.29	67.49	95.3
NPK_2	0.1672	0.1615	103.5	60.40	72.22	83.6
NPK_4	0.1025	0.1431	72.0	57.81	70.33	82.4
$NPK\frac{Ca}{2}$	0.1505	—	—	56.67	49.56	114.5
NPKCa	0.1234	0.2090	59.1	67.79	58.59	115.9
$NPKCa_2$	0.1598	0.1647	97.0	78.62	70.78	111.0

Сопоставление цифровых данных, характеризующих содержание коллоидов в корнях и листьях завядавших и незавядавших проб одноименных вариантов, обнаруживает, что увеличение доз удобрений вызывает различную реакцию коллоидальной системы растений в целом на неблагоприятные условия внешней среды, в нашем опыте — недостаточное водоснабжение.

Увеличение доз суперфосфата и кальция при завядании вызывает увеличение процента коллоидов на единицу сухого вещества. По удвоенной дозе увеличивается главным образом коллоидность корня (на 4.57%), а по учетверенной весьма значительно возрастает количество коллоидов в листве (9.65%) (табл. 15).

Калий при завядании вызывает снижение процента коллоидов, как в корнях, так и в листве, причем интересно отметить, что по удвоенной дозе KCl понижение более значительно, чем по учетверенной.

В вариантах с натронной селитрой увеличение коллоидности при завядании происходит только в листве, тогда как в корне процент коллоидов снижается на количества, близкие и в том и в другом варианте. Такая же картина изменений отмечена и в контроле.

Таблица 15

Динамика гидрофильных коллоидов в листве и корнях сахарной свеклы при завядании по различному соотношению минеральных удобрений

Вариант удобрения	Лист			Корень		
	Проц. колл. к абс. сух. вещ.		Динамика	Проц. колл. к абс. сух. вещ.		Динамика
	завядш.	незавядш.		завядш.	незавядш.	
0	23.846	16.346	+ 7.500	4.950	5.223	— 0.273
NPK	20.643	18.232	+ 2.411	5.084	5.245	— 0.161
$PK\frac{N}{2}$	11.648	12.075	— 1.427	7.271	5.682	+ 1.589
PKN_2	26.411	22.088	+ 4.323	6.012	7.442	— 1.430
PKN_4	24.195	19.712	+ 4.483	7.040	8.991	— 1.949
$NK\frac{P}{2}$	25.522	20.411	+ 4.111	4.754	7.233	— 2.479
NKP_2	22.795	20.312	+ 2.483	16.280	11.710	+ 4.570
NKP_4	28.512	18.865	+ 9.647	5.260	5.100	+ 0.160
$NP\frac{K}{2}$	—	—	—	6.293	5.322	+ 0.971
NPK_2	6.954	16.744	— 9.790	4.583	9.964	— 5.379
NPK_4	14.500	16.503	— 2.013	5.090	6.600	— 1.510
$NPK\frac{Ca}{2}$	20.144	7.474	—12.670	5.082	8.022	— 2.940
NPKCa	23.382	16.784	+ 6.660	7.895	5.306	+ 2.591
$NPKCa_2$	23.666	18.064	+ 5.604	5.320	4.601	+ 0.719

По «степени удержания» урожая при завядании исследованные нами комбинации удобрений могут быть оценены как:

1) отрицательно действующие — высокие дозы хлористого калия;

2) оказывающие слабое положительное влияние — как суперфосфат и известь;

3) положительно влияющие — сюда относятся повышенные дозы натронной селитры.

В соответствии с этим динамика коллоидов в корнях и листве этих групп разнообразна и может быть изложена в схеме на стр. 591.

Знаком + отмечено увеличение процента коллоидов при завядании, а знаком — снижение коллоидности соответствующих частей растения.

В первую группу вошли варианты, в которых при завядании снижение урожая в сравнении с незавядавшими более значительно и разница в сторону снижения достигает 28—43%, во вторую группу — варианты со снижением веса корня, близким к цифрам контрольного варианта или уменьшенным на 8—10%, а в последнюю —

вошли варианты, в которых снижение урожая корня имеет наименьшее значение и выражается цифрами прироста корня, превышающими последний контрольного варианта на 26—39%.

По динамике коллоидов первая группа характеризуется снижением процента коллоидов при завядании как в корне, так и в листве. Исключение составляет только вариант $\frac{N}{2}$, в котором корень обогащается коллоидами при завядании, что в нашей схеме отмечено знаком +. Вторым исключением является вариант P_4, у которого завядание вызывает увеличение процента коллоидов и в корне и в листве, как и у большинства вариантов второй группы, характеризующейся небольшим положительным влиянием на «степень удержания» урожая корня.

1. Отрицательное влияние:

	Листва	Корень
K_2	—	—
$\frac{K}{2}$	—	—
$\frac{Ca}{2}$	—	—
K_4	—	—
$\frac{N}{2}$	—	+
P_4	+	+

2. Слабое положительное влияние:

	Листва	Корень
Ca	+	+
Ca_2	+	+
P_2	+	+
Контроль	+	—

3. Положительное влияние:

	Листва	Корень
$\frac{P}{2}$	+	—
N_2	+	—
N_4	+	—

В вариантах третьей группы при завядании накопление гидрофильных коллоидов происходит только в листве, тогда как в корнях процент коллоидов снижается.

Исследование вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока представляет интерес, так как позволяет, до некоторой степени, наблюдать те изменения в состоянии коллоидальной фазы растворимой части клеточных компонентов, которые происходят под влиянием поступления в растение ионов неорганических солей, внесенных в почву в качестве удобрения.

Основное влияние на изменение вязкости клеточного сока накладывают количественные изменения гидрофильных коллоидов или укрупнение самих мицелл. При этом, как указывает Липатов ([14]), укрупнение мицелл или небольшое повышение количества крупных мицелл в большей степени повышает вязкость, чем количественное возрастание мицелл меньшей величины. Присутствие в клеточном соке кристаллических веществ также увеличивает вязкость. По Штаудингеру ([33]), различные формы сахаров обладают одинаковой удельной вязкостью, при одинаковой процентной концентрации, несмотря на то, что количество молекул в моносахаридном растворе почти вдвое превышает количество их в растворе дисахарида.

По Наумову ([19]), увеличение количества сахара в растворе огра-

ничивает набухание коллоидов, а снижение количества его увеличивает способность последних к набуханию.

Относительно влияния сахара на процессы набухания коллоидов Гликман ([5]), работая с пектиновыми студнями, пришел к выводу, что при наличии сахара в коллоидальном растворе происходит отнятие воды и переведение ее из ассоциированного состояния с коллоидальными мицеллами в раствор, т. е. связь воды с коллоидальной фазой ослабляется и вода переводится из ассоциированного состояния в окружающую среду.

Присутствие ионов минеральных солей также изменяет состояние коллоидальных мицелл, оказывая то коагулирующее, то диспергирующее влияние соответственно гидратационным свойствам самих ионов, а следовательно, изменяя вязкость, поверхностное натяжение и другие свойства коллоидальной системы или исследуемой нами части ее — клеточного сока.

Количественное и качественное изменение коллоидальных мицелл влечет за собой изменение и поверхностного натяжения раствора. Дисперсионной средой клеточного сока является вода, и увеличение в ней количества растворимых веществ ведет к понижению ее поверхностного натяжения. В нашем случае наличие коллоидов снижает поверхностное натяжение дисперсионной среды — воды, и оно должно становиться тем меньше, чем больше в клеточном соке коллоидов. Вследствие этого поверхностное натяжение клеточного сока ниже, чем сока корня. Кройт ([11]) указывает, что органические соединения, имеющие длинные углеводородные цепи, проявляют наибольшую поверхностную активность, т. е. сильнее изменяют поверхностное натяжение воды в сторону ее снижения, и в гомологических рядах поверхностная активность растет с увеличением числа углеродных атомов. Повышение поверхностного натяжения наряду с накоплением коллоидов свидетельствует об отрицательной адсорбции коллоидов, т. е. о сосредоточении основной массы адсорбированной воды на поверхности мицелл.

Обратимся к рассмотрению изменения вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока листвы и корня свеклы, выращенной по различному минеральному фону, в условиях оптимального водоснабжения в течение всего вегетационного периода.

Цифровые выражения относительной вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока листвы и корня даются в табл. 16 и 17.

Попытаемся учесть влияние зольных элементов на дисперсионное состояние коллоидов клеточного сока, учитывая уже изложенное влияние на накопление коллоидов и сахаров.

При увеличении доз азотно-натриевой соли вязкость клеточного сока корня возрастает: по удвоенной дозе на 0.006 в сравнении с контролем, а по учетверенной на 0.2, вызывая соответствующие из-

менения и в динамике поверхностного натяжения, снижая его по дозе N_4 на 1 дину.

Листва, представляющая собой основную лабораторию синтетических процессов, является более ярким выразителем реакции растения на изменение внешних условий.

В листве свеклы, выращенной на повышенных дозах натронной селитры, вязкость клеточного сока снижается соответственно увеличению доз селитры, однако поверхностное натяжение клеточного сока, оставаясь близким к цифрам контрольного варианта по удвоенной дозе, по учетверенной также снижается на 4 дины, что при снижении процента коллоидов, найденного непосредственным анализом, может явиться следствием повышения концентрации водной дисперсионной среды, вызванной повышением процента сахаров, или изменением ориентации дисперсионной среды, т. е. сосредоточением воды внутри ячеек коллоидальных мицелл.

Увеличение доз суперфосфата приводит к снижению вязкости клеточного сока листвы по удвоенной дозе на 0.1, а по учетверенной снова поднимается до величины вязкости клеточного сока контрольного варианта. Вместе с тем снижается и поверхностное натяжение сока: в P_2-варианте на 2.0 эрг. см^2, а в P_4-варианте на 1.0 (табл. 16 и 17).

Таблица 16

Относительная вязкость клеточного сока листвы и корня сахарной свеклы по различному минеральному удобрению

Вариант удобрения	Лист		Корень	
	завядш.	незавядш.	завядш.	незавядш.
NPK	2.745	1.882	4.151	3.855
$PK\frac{N}{2}$	—	1.728	6.512	2.964
PKN_2	1.822	1.866	3.893	3.861
PKN_4	2.717	1.841	4.339	4.058
$NK\frac{P}{2}$	2.363	1.600	3.965	2.641
NKP_2	3.154	1.944	5.064	3.272
NKP_4	2.028	1.883	5.513	3.266
$NP\frac{K}{2}$	2.466	1.894	5.396	2.915
NPK_2	2.271	1.865	4.847	3.354
NPK_4	2.366	1.683	3.877	3.411
$NPK\frac{Ca}{2}$	2.272	1.942	3.822	3.113
NPKCa	2.444	1.991	4.373	3.381
$NPKCa_2$	2.781	1.955	4.645	3.282

Таблица 17

Поверхностное натяжение клеточного сока листвы и корня сахарной свеклы в связи с минеральным удобрением (в динах на 1 см²)

Вариант удобрения	Лист		Корень	
	завядш.	незавядш.	завядш.	незавядш.
NPK	47.99	61.49	67.83	71.18
$PK\frac{N}{2}$	54.42	65.03	72.55	63.04
PKN_2	51.30	61.07	56.04	71.44
PKN_4	50.28	57.30	59.20	70.44
$NK\frac{P}{2}$	53.58	58.91	70.77	70.52
NKP_2	59.88	59.50	64.72	71.28
NKP_4	53.69	60.64	58.53	71.74
$NP\frac{K}{2}$	67.27	63.87	64.48	72.31
NPK_2	52.88	62.64	78.38	75.25
NPK_4	48.97	61.97	67.79	77.52
$NPK\frac{Ca}{2}$	59.36	62.64	69.15	80.24
NPKCa	56.85	64.87	60.93	78.24
$NPKCa_2$	48.85	60.05	52.37	71.17

Таким образом увеличение процента коллоидов в листве варианта с удвоенной дозой суперфосфата сопровождается повышением вязкости клеточного сока и соответствующим снижением его поверхностного натяжения.

По учетверенной дозе суперфосфата процент коллоидов приближается к содержанию их в контрольном варианте, и соответственно этому вязкость клеточного сока также оказывается равной последней в контрольной пробе. Поверхностное натяжение, однако, снижается на 1 дину.

В динамике вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока корня количественное накопление коллоидов не находит соответствующего отражения. Значительное повышение коллоидности корня в P_2-варианте и падение содержания коллоидов ниже уровня контроля в варианте P_4 сопровождается одинаковым снижением вязкости и почти равным выражением поверхностного натяжения клеточного сока обоих вариантов, что заставляет предположить, что относительно очень значительное превышение сахаров над коллоидами в сильной степени изменяет картину динамики физико-химического характера коллоидов.

Увеличение количества хлористого калия, внесенного в почву в качестве удобрения под свеклу, сопровождается значительным увеличением процента гидрофильных коллоидов в корне по удвоенной дозе и меньшим по учетверенной. Листва по обоим вариантам имеет сниженный процент коллоидов в сравнении с контрольным вариантом. Соответственно этому вязкость клеточного сока листвы снижается и особенно значительно по K_4-варианту (на 0.2), а поверхностное натяжение повышается по удвоенной дозе на 0.5 дины, а по учетверенной на 1 дину.

Таков характер соотношения вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока, который сообщают повышенные дозы хлористого калия, обладающего сильными дисперсионными свойствами.

Изменение вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока является выражением динамики гидрофильных коллоидов, сахаров и белков, вызываемой наличием ионов неорганических солей с их дисперсионными и коагулирующими свойствами. Найти объективные показатели соотношения их и расшифровать этот комплекс изменений мы не имеем достаточных данных, но уже проделанное сравнение динамики биохимических компонентов клетки позволяет отметить особенности, присущие вариантам с повышенной стойкостью к неблагоприятным условиям водоснабжения и другому ряду вариантов, дающих отрицательные показания в вопросе устойчивости урожая при засухе.

Эта особенность — расположение основной массы воды коллоидальной системы относительно мицелл — нам кажется фактором, который должен привлечь внимание.

Липатов ([15]), рассматривая современные теории набухания, приводит теорию, выдвинутую Катцем и развитую Дюкло. Катц говорит о двух видах набухания: поверхностном, при котором поглощение жидкости происходит только поверхностно расположенными молекулами мицелл и ограничено поверхностью последних; второй вид набухания — молекулярный, характеризуется тем, что жидкость может проникать внутрь молекул, и каждая молекула мицеллы взаимодействует с молекулами жидкости.

Нортроп и Кунитц (по Липатову), подтвердившие теорию Дюкло об осмотическом поглощении жидкости в процессе набухания, нашли, что исследованная ими желатина состоит из растворимых и нерастворимых веществ. Последние всегда образуют замкнутые ячейки, внутри и на поверхности которых находится растворимая часть, обусловливающая осмотическое поглощение жидкостей.

Растворимая часть развивает осмотическое давление, и, в зависимости от того, где оно больше, будет происходить то набухание, то отбухание студня.

В нашем случае высокие дисперсионные свойства хлористого

калия создают поверхностное осмотическое давление, удерживают воду растворителя на поверхности мицелл и, как следствие, отбухание коллоидов.

Физиологическая роль калия освещается весьма разнообразно. Костычев ([10]) считает, что калий имеет значение как источник радиации и что ему принадлежит выдающаяся роль в живой протоплазме.

Др. Якоб ([36]) говорит, что калий следует рассматривать не как строительный материал, а как источник, дающий растениям энергию.

Мункельт ([18]) находит, что калий играет большую роль в водном режиме растений.

Во всяком случае калий, не входя в соединения, находится в свободном состоянии.

Относительно иона Cl′ также необходимо отметить его высокие осмотические и дисперсионные свойства.

Буткевич ([2]) считает, что Cl′, благодаря его дисперсионным свойствам и высокой степени проницаемости, способствует проникновению в плазму мало подвижных катионов.

Уже рассмотренная динамика вязкости и поверхностного натяжения позволяет сделать вывод о поверхностном расположении воды относительно коллоидальных мицелл в вариантах с повышенными дозами хлористого калия; вода эта при недостаточном водоснабжении довольно легко теряется, вызывая раннее завядание листвы соответствующих вариантов. Возможно, что более медленная потеря тургора листвы свеклы в K_4-варианте обеспечивается также сильными осмотическими свойствами хлористого калия, который, накопляясь в больших количествах, препятствует потере воды при завядании и с поверхности мицелл.

В вариантах с повышенными дозами натронной селитры высокие гидратационные свойства Na обеспечивают коллоидальные мицеллы плазмы водой. Ион NO_3 в растении является источником азота, служащего для синтеза белка, молекулы которого, как известно, обладают весьма сложным строением и крупными размерами. Поэтому он является своего рода коагулятором, и, выходя из сферы реакций, не проявляет своих дисперсионных свойств, отмеченных при наблюдении влияния его на изолированные белки и другие коллоидальные золи.

Определение поверхностного натяжения клеточного сока по вариантам с натронной селитрой, как уже отмечалось, дает основание говорить о внутримицелярном расположении воды растворителя, обеспечивающем набухание коллоидов, а следовательно, сохранение нормальных функций жизнедеятельности.

Эти рекогносцировочные исследования и рассмотрение теоретических предпосылок позволяют надеяться, что дальнейшие иссле-

дования позволят уяснить влияние удобрений на урожай и качество его в различных условиях водоснабжения и отыскать пути «защиты» растений от вредного действия недостаточного водоснабжения соответствующим комбинированием удобрений, обычно применяемых в практике сельского хозяйства.

Выводы

1. Влияние различных комбинаций удобрений на урожай и качество сахарной свеклы в условиях оптимального водоснабжения и временного недостатка влаги различно.

2. В условиях оптимального водоснабжения увеличенные дозы суперфосфата, по полному минеральному удобрению, повышают урожай корня тем значительнее, чем больше доза его, внесенная в почву.

Повышенная доза селитры оказывает положительное влияние только в первых дополнительных дозах. При более значительном увеличении нитрата урожай корня повышается меньше.

Увеличение дозы хлористого калия положительно влияет так же, как и нитрата, только в первых порциях; дальнейшее повышение снижает прирост урожая, приближая его к величине контрольного варианта.

3. Сахаристость корня от дополнительных доз нитрата и хлористого калия повышается соответственно увеличению урожая, суперфосфат же дает более высокое содержание сахара по удвоенной дозе, чем по учетверенной.

4. На накопление гидрофильных коллоидов повышенные дозы удобрений оказывают следующее влияние: чилийская селитра увеличивает процент гидрофильных коллоидов тем сильнее, чем выше доза ее, внесенная в почву.

Суперфосфат в удвоенной дозе повышает содержание гидрофильных коллоидов в корне больше чем вдвое, а в четырехкратной снижает до величины содержания их в контрольном варианте.

Хлористый калий в удвоенной дозе повышает содержание коллоидов на 90%, а в учетверенной коллоидность повышается только на 25% в сравнении с контролем.

5. При временном недостаточном водоснабжении влияние повышенных доз удобрений на урожай сахарной свеклы и ее качество изменяется:

а) Наиболее высокий урожай, в сравнении с контрольным вариантом, подвергавшимся завяданию, получен по повышенным дозам селитры, причем, как и при нормальном водоснабжении, лучшие результаты дала удвоенная доза, а не учетверенная.

б) Суперфосфат как в удвоенной, так и в учетверенной дозах повышает урожай, в сравнении с завядавшим контролем, только на 30%.

в) Хлористый калий положительно влияет только в учетверенной дозе, давая повышенный урожай в сравнении с завядавшим контролем. В удвоенной дозе, в сравнении с завядавшим контролем, урожай корня получен сниженный на 3%.

6. Сахаристость корня, при недостаточном водоснабжении, по повышенным дозам селитры и суперфосфата остается близкой к сахаристости контрольного завядавшего варианта, превышая последний на 2—3% (принимая сахаристость контрольного варианта за 100%). По повышенным дозам хлористого калия сахаристость снижается на 15—18%.

7. Содержание гидрофильных коллоидов в состоянии завядания повышается и соотношение с контрольным вариантом несколько изменяется.

По повышенным дозам селитры и суперфосфата характер соотношения с контрольным вариантом сохраняется близким к таковому при оптимальном водоснабжении, т. е. удвоенная доза селитры повышает процент гидрофильных коллоидов в корне менее значительно, чем учетверенная. При этом повышение коллоидности при завядании менее значительно, чем при оптимальном водоснабжении.

Суперфосфат в удвоенной дозе повышает коллоидность в 3 раза, по учетверенной приближает к содержанию ее в контрольном варианте.

Хлористый калий при завядании, в удвоенной дозе, снижает содержание гидрофильных коллоидов до 90%, а в учетверенной сохраняет равным величине в контрольном варианте.

8. Из исследованных удобрений наибольшую защитную роль против отрицательного влияния почвенной засухи играет нитрат, сохраняя урожай сахарной свеклы при засухе более высоким, чем в контроле, на 78—100% и удерживая от потерь на 26—39% сильнее, чем контрольный вариант.

Лучшие результаты дает удвоенная доза в сравнении с учетверенной.

Удвоенная доза суперфосфата удерживает урожай от потерь почти в такой же степени, как и контроль. По учетверенной дозе потери превосходят контроль на 28%, но так как учетверенная доза положительно влияет на накопление урожая, как при засухе, так и при оптимальном водоснабжении, то эффект от внесения той или другой дозы при завядании уравнивается.

Повышенная доза хлористого калия, при недостаточном водоснабжении, играет отрицательную роль, при этом удвоенная доза увеличивает потери при почвенной засухе более значительно (на 43% ниже, чем в контроле), чем учетверенная, результат влияния которой приближается к эффекту, полученному по контрольному варианту.

9. Известкование почвы, при оптимальной влажности, в черноземе благоприятно сказалось в меньшей дозе, равной половине гидролитической кислотности. При увеличении дозы извести до величины, равной полной гидролитической кислотности и удвоенной, урожай корня снижался тем значительнее, чем выше доза. Однако на накопление гидрофильных коллоидов меньшие дозы извести также влияют положительно, увеличивая процент последних. Сахаристость же корня увеличивалась с увеличением дозы извести.

При недостаточном водоснабжении наиболее высокий урожай корня получен по дозе, равной полной гидролитической кислотности, а половинная и удвоенная дозы дали меньший эффект.

По сахаристости и здесь лучшие результаты получены по удвоенной дозе извести, по которой получен и более низкий процент гидрофильных коллоидов.

10. Исследование вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока листвы и корня наталкивает на мысль различной ориентации молекул дисперсионной среды — воды относительно коллоидальных мицелл в клеточном соке, обусловливающем более или менее легкую потерю воды листом и в связи с этим нарушение нормальной жизнедеятельности.

Анионы и катионы нейтральных солей, поступающие в растения, выросшие по тому или иному минеральному фону, производят дисперсионное или коагулирующее влияние на коллоидальную систему клетки, соответственно их физико-химическим и физиологическим свойствам.

Воронежская областная опытная станция.
Отдел физиологии.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Аболина Г. И., Химизация соцземледелия, № 2, 1933.
[2] Буткевич В. В., Химизация соцземледелия, № 2, 1933.
[3] Гаас А. Р. и Рид Г. С., Hilgardia 1926, 2 (4). Abstr.: Biolog. Abstr., v. 1, № 6, 1927.
[4] Гасснер Г. и Геце Г., Bot. ZS., Bd. XXVII, 1935.
[5] Гликман С. А., Журнал прикл. химии, т. 4, № 7—8, 1931.
[6] Гортнер, Основы биохимии, ч. I. Коллоиды, Ленинград, 1933.
[7] Думанский А. В. и Симонова Е., Известия Коллоид. ин-та, № 1, 1935.
[8] Ильин В. С., Jahrbücher für wiss. Bot., 66, 1927.
[9] Ильин В. С., Protoplasma, Bd. III, 1928.
[10] Костычев С. П., Физиология растений, ч. 1, Москва, 1933.
[11] Кройт Г. Р., Коллоиды, Ленинград, 1934.
[12] Лёб Ж., Белки и теория коллоидных явлений, Москва, 1933.
[13] Лёв, The Veget. Phys. and Path. U. S. Dept. Agric., Bull. 18, 1899.
[14] Липатов С. М., Высокополимерные соединения, Гизлегпром, 1934.
[15] Липатов С. М., Сопреконструкция и наука, вып. 4, 1936.
[16] Максимов Н. А., Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. 24, вып. 3, 1930.
[17] Максимов Н. А., Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. 22, вып. 1, 1929.

[18] Мункельт В. В., Die Ernährung der Pflanzen, 23, 1927.
[19] Наумов В., Химия коллоидов, Москва, 1932.
[20] Ньютон, J. of Agricult. Science, 14, 1924.
[21] Ньютон, Univers. of Albert Research, Bull. № 1, 1924.
[22] Ньютон Р. и Гортнер, Bot. Gazette, 74, 1922.
[23] Окерман А., Studien ü. den Kältetod und die Kältevesist. der Pflanzen nebst Untersuch. ü. die Winterfestigk. des Weizens, Lund, 1927.
[24] Опарин и Курсанов А. Л., Журнал. сах. пром., № 7—8, 1932.
[25] Паули В., Валько Э., Коллоидная химия белковых веществ, Москва, 1936.
[26] Прянишников Д. Н., Частное земледелие, Москва, 1931.
[27] Рёссель, Почвенные условия и рост растения, Москва, 1931.
[28] Садиков В. С., Курс биологической химии, Ленинград, 1935.
[29] Стайльз В., Proceed. of the Royal Society, № 633, 1919.
[30] Сазанов В. И., Журнал опытн. агроном., т. 16, кн. 2, 1915.
[31] Тиммель, Berichte d. wiss. Biolog. 9 u. 10, 1927.
[32] Чейндлер В. П., Missouri Agric. Exp. Sta. Research, Bull. № 8, 1913.
[33] Шпенглер, Die Deutsche Zuckerindustrie, № 47, 1934.
[34] Штаудингер Г., Высокомолекулярные соединения, Ленинград, 1935.
[35] Энгельс О., Zuckerrübenbau, № 2, 1935.
[36] Якоб, Die Ernährung der Pflanzen, 26, 1930.
[37] Грегори, Annals of Botany, № 35, 1921.

T. DEMIDENKO et R. BARINOVA. L'INFLUENCE DES ENGRAIS SUR LA RÉSISTANCE DE LA BETTERAVE À LA SÉCHERESSE DU SOL

RÉSUMÉ

En vue d'obtenir le rendement maximum, la culture agricole doit être assurée d'une quantité suffisante d'humidité, sans compter les éléments nutritifs en forme d'engrais.

Ainsi la question de l'influence des engrais sur la capacité des plantes de supporter le manque d'humidité du sol, reçoit une portée actuelle.

Les auteurs du dit article — Démidenko et Barinova — ont vérifié cette thèse à force de l'appliquer à la betterave, comme à une plante bien résistante à la sécheresse.

Le manque d'humidité dans le sol produit toujours une réduction de rendement; c'est pourquoi la tâche, la plus proche du problème d'élever le rendement par tous les moyens possibles, consiste dans l'étude des conditions extérieurs, de même que dans les recherches des facteurs, pouvant diminuer l'influence négative de l'insuffisante alimentation en eau.

Le but essentiel de cet ouvrage c'est de faire connaître parmi les engrais qu'on apporte constamment pour la betterave, ceux qui, sous l'influence de manque d'alimentation en eau, peuvent retenir le rendement à une hauteur fixe.

L'accumulation des matériaux d'essais et le développement de la pensée théorique font indispensables les recherches des causes de la résistance à la sécheresse dans les «facteurs intérieurs» de la plante même.

L'étude de la nature physico-chimique du suc cellulaire de la plante laisse déduire que, pendant la sécheresse telle ou autre influence des engrais dépend de leur nature physiologique et biochimique, ce que communique an système colloïdal de la plante un grade différent de dispersement et une structure différente de micelles.

L'influence de diverses combinaisons d'engrais sur le rendement et sur la qualité de la betterave diffère selon les conditions d'alimentation en eau optima ou de manque temporaire d'humidité.

Dans les conditions d'irrigation optima la dose élevée de superphosphate, comprenant la fumure minérale complète, augmente le rendement en racine d'autant plus que cette dose appliquée au sol soit plus considérable.

La dose élevée de nitrate ne produit son influence positive que par les premières, doses supplémentaires. L'augmentation plus considérable de nitrate diminue l'accroissement de rendement en racine.

L'élévation de la dose de chlorure de potasse, ainsi que dans le cas de nitrate, ne montre les résultats positifs, qu'aux premières portions; l'augmentation ultérieure diminue l'accroissement de rendement en le rapprochant au niveau de la variante contrôle.

La richesse en sucre de la racine, à force de doses supplémentaires de nitrate et de chlorure de potasse, s'élève conformément à l'accroissement de rendement, mais la dose de superphosphate étant doublée, apporte un contenu de sucre plus élevé qu'étant quadruplée.

Les doses élevées d'engrais ont l'influence suivante sur l'accumulation des colloïdes hydrophiles: le nitrate de Chili augmente le pour-cent des colloïdes hydrophiles autant plus qu'on en augmente la dose appliquée au sol; le superphosphate en dose double élève le contenu des colloïdes hydrophiles dans la racine plus qu'en double, mais appliqué en dose quadruple le diminue jusqu'au niveau de la variante contrôle; la double dose de chlorure de potasse élève le contenu des colloïdes jusqu'a 90%, mais, étant quadruplée, elle ne l'élève qu'a 25% contre le contrôle.

Le manque temporaire d'alimentation en eau change l'influence des doses élevées d'engrais sur le rendement de betteraves:

a) Le rendement le plus élevé contre la variante contrôle flétrie, a été reçu à force de doses élevées de nitrate; ainsi que dans le cas d'alimentation en eau normale, les meilleurs résultats ont été obtenus à l'aide de la dose double et non quadruple.

b) Le superphosphate, apporté en dose doublée, ainsi que quadruplée, n'élève le rendement que jusqu'à 30% contre le contrôle flétri.

c) L'influence positive de chlorure de potasse ne paraît qu'après la dose quadruple, donnant un rendement élevé contre le contrôle flétri. La dose doublée contre le contrôle flétri réduit le rendement en racine jusqu'à 3%.

En cas de manque d'alimentation en eau les doses élevées de nitrate

et de superphosphate laissent la richesse en sucre presque pareille à la variante contrôle flétrie, ne la surpassant que de 2—3% (comptant la richesse en sucre de la variante contrôle à 100%). Les doses élevées de chlorure de potasse réduisent la richesse en sucre à 15—18%.

L'état de flétrissement élève la quantité des colloïdes hydrophiles et change quelque peu la corrélation.

Les doses élevées de nitrate et de superphosphate gardent la corrélation avec la variante contrôle presque pareille à celle qui existe pendant l'alimentation en eau optima, s'est à dire: la dose double élève le pour-cent des colloïdes hydrophiles dans la racine moins considérablement que la dose quadruple. En même temps l'augmentation de la consistance colloïdale pendant le flétrissement est moins considérable que sous l'influence de l'alimentation en eau optima.

La dose double de superphosphate triple la consistance colloïdale; la dose quadruple l'approche à la variante contrôle.

La dose double de chlorure de potasse pendant le flétrissement diminue le contenu des colloïdes hydrophiles jusqu'à 90%, la dose quadruple le garde égal à la variante contrôle.

De tous les engrais étudiés le nitrate joue le rôle le plus protecteur contre l'influence négative de la sécheresse du sol; il tient le rendement de la betterave pendant la sécheresse relevé jusqu'à 78—100% contre le contrôle et le préserve des pertes de 26—39% contre la variante contrôle.

Les meilleurs résultats donne la dose doublée contre la dose quadruplée.

La double dose de superphosphate retient le rendement des pertes presqu'à un même point que le contrôle. D'après la dose quadruple les pertes surpassent le contrôle de 28%, mais l'influence positive de la dose quadruple sur l'accroissement du rendement pendant la sécheresse, ainsi que pendant l'alimentation en eau optima, égalise l'effet de l'application de telle ou autre dose pendant le flétrissement.

La dose élevée de chlorure de potasse, devant un manque d'alimentation en eau, joue négativement; en même temps la dose doublée élève les pertes pendant la sécheresse du sol plus considérablement que la dose quadruplée (43% au dessous de contrôle), dont l'effet se rapproche plus de celui du contrôle.

Le chaulage du sol de chernosem sous conditions de l'humidité optima donne des résultats favorables par une dose même égale à la moitié de l'acidité hydrolitique.

En élevant la dose de chaux à la proportion de l'acidité hydrolitique complète et doublée, on abaissait le rendement en racine autant plus que la dose en fut plus élevée. Tout de même, devant l'accumulation des colloïdes hydrophiles les doses moins grandes de chaux produisaient aussi un effet positif, en augmentant le pour-cent des colloïdes. Donc

la richesse en sucre s'augmentait parallèlement à l'élevation de la dose de chaux.

Sous condition de manque d'alimentation en eau, la dose égale à l'acidité hydrolitique complête donna le rendement en racine a plus élevé, mais la demi-dose et la dose doublée produisirent moins d'effet.

Par l'application de la double dose de chaux on recevait les meilleurs résultats comprenant la richesse en sucre, ainsi que le plus bas pour-cent de colloïdes hydrophiles.

Les recherches sur la viscosité et la tension superficiele du suc cellulaire du feuillage et de la racine font venir l'idée de différente orientation des molécules du milieu dispersif — l'eau — envers les micelles colloïdes du suc cellulaire, provocant une plus ou moins légère perte de l'eau par la feuille et comme suite le rompement de l'activité normale de vitalité.

Les anions et les cations des sels neutres, pénétrant dans les plantes, cultivées sur tel ou autre fonds minéral conformément à leur nature physico-chimique et physiologique, produisent une influence dispersive ou coagulante sur le système colloïdal de la cellule.

Оглавление

Стр.

БОТАНИКА

С. В. Юзепчук. Новые виды рода *Solanum* из группы *Tuberarium* Dun. 295

Б. В. Квасников. Вегетативное размножение цикория с помощью регенерации как метод ускоренной селекции 333

ГЕНЕТИКА

А. А. Прокофьева - Бельговская. К вопросу о строении хромосом в слюнных железах *Drosophila melanogaster* 393

С. Я. Краевой. Экспериментальное получение мутаций у растений 427

Ю. Я. Керкис. Причины неполной конъюгации хромосом у гибридов *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans* 459

Х. Ф. Кушнер. Состав крови овец в связи с их продуктивностью . 469

ЗООЛОГИЯ

В. В. Попов. Гинандроморфизм и эффект паразитической кастрации (стилопизации) у *Halictus eurygnathus* Blüthgen (*Hymenoptera, Apoidea*) 485

А. Я. Базикалова. Новые данные о глубинной фауне *Amphipoda* Байкала 495

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

А. А. Войткевич. Влияние ампутации пролиферирующих и резорбирующихся органов на развитие головастиков 509

Д. Е. Рывкина. Содержание гликогена в регенерирующей ткани млекопитающих 525

Г. Штрайх и Е. Светозаров. Факторы, определяющие процесс смены оперения 533

Т. Т. Демиденко и Р. А. Баринова. Влияние удобрений на устойчивость сахарной свеклы к почвенной засухе 559

Sommaire

Pag.

BOTANIQUE

S. W. Juzepčuk. New Species of the Genus *Solanum* L. in the Group *Tuberarium* Dun. 325

B. V. Kwasnikov. La multiplication végétative de la chicorée au moyen de la régénération de boutures de la racine 389

GENETIQUE

A. A. Prokofyeva-Belgovskaya. Observations on the Structure of Chromosomes in the Salivary Glands of *Drosophila melanogaster* 423

S. J. Krajevoj. On the Experimental Production of Mutations in Plants. 457

J. J. Kerkis. The Causes of Imperfect Conjugation of Chromosomes in Hybrids of *Drosophila simulans* and *D. melanogaster* . . . 464

H. F. Kushner. The Composition of the Blood of Sheep in Connection with their Productivity 480

ZOOLOGIE

V. V. Popov. Gynandromorphism and Effect of Stylopization in *Halictus eurygnathus* Blüthgen (*Hymenoptera, Apoidea*) 493

A. J. Bazikalova. Neue Angaben über die Tiefseefauna der Amphipoden des Baikalsees 504

MÉCHANIQUE DU DÉVELOPPMENT DES ORGANISMES ANIMAUX

A. A. Woitkewitsch. The Effect of Amputation of Proliferating and Resorbing Organs on the Development of Tadpoles 522

D. E. Rivkina. Der Glykogengehalt in den Regenerationsgeweben der Säugetiere 531

G. Streich und E. Swetosarow. Faktoren, welche den Gefiederwechsel bestimmen 557

T. Démidenko et R. Barinova. L'influence des engrais sur la résistance de la betterave à la sécheresse du sol 600

Технический редактор **Е. Шнобель**

Сдано в набор 22/III 1937 г. Подпис. к печати 22/V 1937 г. Форм. бумаги 72×108 см. 19½ печ. л. 47 720 зн. в печ. л. АНИ № 607. Заказ № 390. Тираж 3 100 экз. Уполном. Главлита Б—8947

18-я тип. треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., 10.